

THESIS / THÈSE

MASTER IN BIOLOGY OF ORGANISMS AND ECOLOGY

Etude de la dynamique des populations zooplanctoniques dans le lac Tanganyika

Vanderheyden, Julie

Award date:
2003

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.



FACULTÉS UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR

Faculté des Sciences

**ETUDE DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS ZOOPLANCTONIQUES DANS
LE LAC TANGANYIKA**

**Mémoire présenté pour l'obtention du grade de
licencié en Sciences biologiques**

Julie VANDERHEYDEN

Août 2003

Etude de la dynamique des populations zooplanctoniques dans le Lac Tanganyika

VANDERHEYDEN Julie

Résumé

Un suivi de la communauté zooplanctonique du Lac Tanganyika, pour le site de Kigoma (Tanzanie) et Mpulungu (Zambie) ont été réalisés, dans le cadre d'une évaluation de la dynamique de cette communauté. Un suivi régulier (1 fois tous les 15 jours) est réalisé, du 25 janvier 2002 au 27 février 2003, dans les différentes stations par des équipes locales. En nous appuyant sur l'infrastructure du projet CLIMLAKE et des études des différents composants de l'écologie du lac, nous avons évalué et quantifié le rôle du zooplancton du Lac Tanganyika et tenté d'étudier la migration verticale (février 2003) et les variations d'abondance du zooplancton.

Durant la période d'observation, la communauté zooplanctonique comptait en moyenne 69.9 % de cyclopoïdes (soit 8.9 % de nauplii, 10.8 % de copépodites et 50.6 % d'adultes) et 30.1 % de *T. simplex* (soit 5.0 % de nauplii, 7.7 % copépodites et 17.4 % d'adultes) au nord du lac, à Kigoma. La population de *T. simplex* représente 48 % (soit 2 % de nauplii, 10 % de copépodites et 36.1 % d'adultes) et les cyclopoïdes représentent 52 % (soit 4.4 % de nauplii, 10.3 % de copépodites et 37.3 % d'adultes) au sud du lac, à Mpulungu. De manière très générale nous observons les pics d'abondance les plus importants à la fin de l'année 2002. Le phénomène migratoire vertical varie selon les stades de développement et concerne plus souvent les adultes que les stades jeunes qui séjournent préférentiellement dans les eaux superficielles.

Remerciements

Je remercie le Révérend Père Devos , de m'avoir accueilli au laboratoire d'Ecologie.

Je remercie le professeur J.-P. Descy qui m'a permis de mener à bien mes travaux. Je tiens à formuler ma reconnaissance pour ses conseils judicieux.

J'associe à ces remerciements tous les membres de l'Unité d'Ecologie . Je tiens à exprimer toute ma gratitude à ceux et à celles qui ont marqué ce long parcours périlleux.

Je n'oublierai pas toute l'équipe en Afrique, à Kigoma et à Mpulungu, et tous ceux qui m'y ont accompagné : Arnaud, Stéphane, Bruno, Pierre-Denis, Denis, Ismaël, ...

Merci du fond du cœur à mes parents et ma famille : maman, papoe, Carole, Myriam, Kate, Jacques, Rüdiger, Phil, Alice, Em, Lupold et Cécile. Je les remercie pour leur patience leurs conseils et pour le soutien qu'ils ont toujours su donner.

Je tiens à remercier la famille Pirlot : Monique, Philippe, Zacharie et Mamy, pour leur accueil chaleureux.

Merci à Olaf, mon compagnon fidèle...

Mes pensées vont enfin à Samuel, pour le dévouement et l'amour qu'il n'a jamais cessé de manifester.

Table des matières

Introduction et buts du travail	1
1. Synthèse Bibliographique	4
1.1. Les éléments constitutifs du zooplancton	5
1.1.1. Rotifères	5
1.1.1.1. <i>Particularités anatomiques et morphologiques</i>	5
1.1.1.2. <i>Mode de reproduction</i>	6
1.1.2. Cladocères	7
1.1.2.1. <i>Généralités</i>	7
1.1.2.2. <i>Mode de reproduction</i>	8
1.1.3. Copépodes	9
1.1.3.1. <i>Généralités</i>	9
1.1.3.2. <i>Mode de reproduction</i>	11
1.1.4. Protozoaires et organismes occasionnels	12
1.2. La structure des communautés zooplanctoniques dans les grands lacs	12
1.2.1. Définition	12
1.2.2. Les grands lacs profonds	13
1.2.3. Les grands lacs plats	13
1.3. Les forces structurantes des peuplements zooplanctoniques	13
1.3.1. L'activité nutritionnelle	13
1.3.2. La prédation	14
1.3.3. La compétition	15
1.4. Les milieux étudiés	15
1.4.1. Le Lac Tanganyika, environnement abiotique	15
1.4.1.1. <i>Géographie, géologie, topographie</i>	15
1.4.1.1.1. Les rives du lac	16
1.4.1.1.2. Le relief	16
1.4.1.1.3. La nature du fond du lac	16
1.4.1.1.4. Les rivières affluentes	16
1.4.1.2. <i>Le climat</i>	17
1.4.1.2.1. La température de l'air	17
1.4.1.2.2. Les vents	17
1.4.1.2.3. La pluviosité	17
1.4.1.3. <i>La physico-chimie du lac</i>	18
1.4.1.3.1. Caractéristiques physiques	18

1.4.1.3.1.1. Transparence	18
1.4.1.3.1.2. Température	18
1.4.1.3.1.3. Fluctuations du niveau	18
1.4.1.3.2. Composition chimique	19
1.4.1.3.2.1. Oxygène dissous	19
1.4.1.3.2.2. Sels dissous	19
1.4.1.3.3. Circulation des eaux dans le lac	20
1.4.2. Le Lac Tanganyika, environnement biotique	21
1.4.3. Les peuplements de zooplancton	21
1.4.3.1. La communauté zooplanctonique du Tanganyika	21
1.4.3.2. Mobilité du zooplancton	22
1.4.3.3. Causes de migration	23
2. Matériel et Méthodes	26
2.1. Etude sur le terrain	27
2.1.1. Localisation et description des sites	27
2.1.1.1. Station de Kigoma	27
2.1.1.2. Station de Mpulungu	28
2.1.1.3. Périodicité des campagnes	28
2.1.2. Mesure des caractéristiques physico-chimiques	28
2.2. Suivi de l'évolution spatiale et temporelle du zooplancton	29
2.2.1. Prélèvements et conditionnement	30
2.2.2. Conditionnement final en labo	30
2.2.3. Analyse qualitative et quantitative des échantillons	31
2.2.3.1. Comptages	31
2.2.3.2. Biomasse	31
2.3. Analyse des échantillons d'eau en nutriments	32
3. Résultats et discussion	35
3.1. Caractérisation de l'environnement abiotique	36
3.1.1. Les variations climatiques	36
3.1.1.1. Température de l'air	36
3.1.1.2. Les vents	36
3.1.1.3. Le rayonnement solaire	38
3.1.2. La physico-chimie	38
3.1.2.1. La température de l'eau	38
3.1.2.2. La transparence	40
3.1.2.3. L'oxygène dissous	41

3.2. Caractérisation de l'environnement biotique	42
3.2.1. Suivi de la communauté zooplanctonique	42
3.2.1.1. <i>Composition de la communauté zooplanctonique pélagique</i>	42
3.2.1.2. <i>Dynamique des calanoïdes</i>	44
3.2.1.3. <i>Dynamique des cyclopoïdes</i>	45
3.2.1.4. <i>La biomasse</i>	47
3.2.1.5. <i>Macrozooplancton</i>	48
3.2.1.6. <i>Comparaison des stratégies de collecte des échantillons</i>	49
3.2.1.7. <i>Causes de la distribution de la communauté zooplanctonique</i>	50
3.2.2. Migration verticale	52
3.2.2.1. <i>Distribution verticale du zooplancton : variations journalières</i>	52
3.2.2.2. <i>Amplitude du mouvement</i>	53
 4. Conclusions et perspectives	 56

Bibliographie

Liste de figures

Introduction et buts du travail

Tantôt bassin fermé, tantôt rattaché au bassin du Congo, ou à celui du Nil... le lac Tanganyika, immense masse d'eau située au centre de l'Afrique, un peu au sud de l'Equateur seul dans son genre a une longue histoire à nous raconter. Les écosystèmes aquatiques, tels les grands lacs, jouent un rôle important dans l'équilibre de la biosphère. L'étude de leur fonctionnement apparaît donc comme essentielle dans la perspective d'une compréhension globale de la dynamique des biocénoses aquatiques.

Le présent travail a pour but d'investiguer l'interrelation possible entre la variabilité de l'abondance du zooplancton, les facteurs physico-chimiques se basant sur des données collectées pour l'estimation de l'abondance du zooplancton sur un trait vertical de 0 à 100m, sur l'estimation des taxa présents, sur les facteurs physico-chimiques à l'heure et au lieu d'échantillonnage.

Une étude antérieure par Kurki *et al.*, 1996, nous a permis d'observer des relations possibles entre la fluctuation en abondance du zooplancton et des variations de l'environnement, notamment la turbidité, le moment du cycle lunaire. Le vent et les courants qu'il provoque, peuvent aussi influencer la production primaire ou la position du plancton dans la colonne d'eau. La densité du zooplancton présente des fluctuations suivant la taille des individus vis à vis des prédateurs. Il est possible que certains facteurs physiques tels que la turbidité et la stratification thermique influencent la présence du zooplancton qui à son tour attire les poissons.

McCauley *et al.* cités par Irvine *et al.* (1995) pensent que la productivité zooplanctonique est probablement directement liée aux nutriments dans l'eau. La composition et la structure de la communauté zooplanctonique est déterminée par la nature de la nourriture en présence d'une part et la pression de la prédation d'autre part. La succession et le succès compétitif de la population zooplanctonique peuvent être matériellement influencés par la prédation (Wetzel, 1975).

Depuis le début 2001, un projet belge, soutenu par les SSTC, étudie la variabilité climatique et l'écologie du Lac Tanganyika. Ce projet, intitulé CLIMLAKE (FUNDP, UCL, UG, MRAC), est basé sur des relations établies récemment en le phénomène ENSO (El Nino Southern Oscillation) et des caractéristiques écologiques du lac (Plisnier, 1999). Dans ce cadre, diverses études sur l'écologie de ce grand lac africain sont entreprises au cours de la période 2000-2004. Elles se déroulent dans deux stations, à Kigoma en Tanzanie et à Mpulungu en Zambie, équipées pour la recherche en limnologie, en collaboration avec les chercheurs locaux.

Le projet vise à étudier, via une approche pluridisciplinaire, les relations entre les phénomènes hydrodynamiques, la structure de la colonne d'eau, la disponibilité en nutriments et la production planctonique en milieu pélagique. L'objectif final de CLIMLAKE est de développer un modèle éco-hydrodynamique du Lac Tanganyika, qui pourrait être couplé à des modèles climatiques régionaux, pour reconstituer des changements passés dont des indices sont enregistrés dans les sédiments du lac et pour prédire des changements futurs de son écologie et de sa productivité.

Bien que le programme de CLIMLAKE inclue l'analyse de processus écologiques fondamentaux, tels que la production phytoplanctonique et l'activité bactérienne, il ne prévoit pas d'explorer des aspects plus particuliers du fonctionnement écologique du Lac Tanganyika, comme les migrations verticales du zooplancton.

Aucune étude du zooplancton dans tous ses stades n'a été réalisée jusqu'à présent, alors même que, déjà en 1993, Kurki *et al.* émettaient l'hypothèse que la migration du zooplancton joue un rôle important dans l'écosystème pélagique du Tanganyika.

Des recherches ultérieures, menées par le projet LTR (Lake Tanganyika Research) de 1993 à 1996, veulent faire une ré-évaluation des populations de zooplancton. Cependant, malgré une étude approfondie du problème du matériel et des méthodes, peu d'investigations ont été réalisées dans le cadre du projet LTR sur la migration verticale du zooplancton. Le rôle du zooplancton au Lac Tanganyika reste donc partiellement inexploré, alors qu'une relation entre les migrations du poisson et le zooplancton en milieu pélagique semble bien démontré (Sarvala *et al.*, 1999).

En s'appuyant sur l'infrastructure du projet CLIMLAKE et des études des différents composants de l'écologie du lac, le présent travail est une contribution à l'évaluation du rôle du zooplancton dans le Lac Tanganyika. Vu des objectifs de cette recherche est d'évaluer la migration verticale et de quantifier les populations de zooplancton au cours d'une campagne réalisée en début 2003. Un autre aspect couvre l'étude des échantillons du projet CLIMLAKE recueillis dans les deux stations au cours de l'année 2002.

1. Synthèse Bibliographique

1.1. Les éléments constitutifs du zooplancton

La diversité zoologique des eaux douces est extrêmement variée et est constituée d'organismes représentant beaucoup de groupes (Wetzel, 1975). Ainsi le zooplancton, ensemble d'organismes hétérotrophes en suspension dans l'eau, constitue le principal lien trophique entre la production primaire et la production en poissons dans les écosystèmes pélagiques (Irvine *et al.*, 1995). De nombreuses espèces de poissons dépendent pour toute ou une partie de leur régime du zooplancton qui constitue leur nourriture à un ou l'autre stade de leur développement.

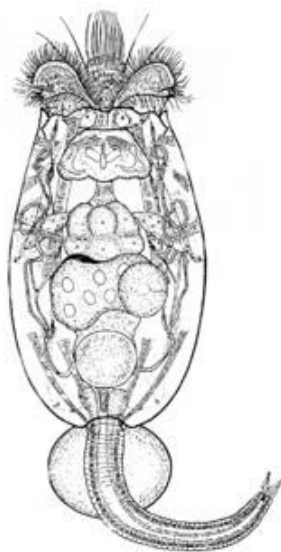
Chaque population va évoluer en fonction des variations de son environnement aquatique, soumise à des facteurs densité-indépendants (tels les variables climatiques) et à des facteurs de densité-dépendants liés à la nourriture disponible et à l'influence des autres espèces (compétition-prédation). Confrontés à leur environnement, les individus vont réagir avec des moyens physiologiques et comportementaux spécifiques.

1.1.1. Rotifères

1.1.1.1. Particularités anatomiques et morphologiques

Les Rotifères constituent une classe importante de l'embranchement des Aschelminthes ou Némathelminthes. On en connaît à l'heure actuelle 2000 espèces, essentiellement en eau douce. Les Rotifères, dont la taille (0,1 à 1 mm) est proche de certains protozoaires, sont parmi les plus petits métazoaires planctoniques principalement dulcicoles (2 genres seulement sont marins). La grande majorité se reproduit par parthénogenèse, reproduction à laquelle peut se superposer une reproduction sexuée. En raison de leur temps de génération court, leur potentiel de croissance est élevé.

On peut reconnaître dans la morphologie des Rotifères 3 parties :



- **la tête** : avec une couronne ciliaire qui est un organe cilié locomoteur et sert à la prise de nourriture, la bouche, 1,2 ou 3 yeux,
- **le corps** : entouré d'une cuticule généralement transparente et de formes diverses, appelée lorica, par transparence on peut observer le mastax (pièces mobiles du pharynx),
- **le pied** (absent chez certaines espèces) : terminé par 2 orteils (permettent l'adhésion au substrat et la locomotion des espèces benthiques).

Figure 1.1. : Organisation anatomique d'un rotifère femelle *Brachionus*, en vue dorsale (d'après NOGRADY,1993).

La plupart des Rotifères sont omnivores et filtrent, grâce à leurs couronnes ciliaires, les détritiques organiques en suspension dans l'eau. Leur régime alimentaire est très varié. Ils peuvent consommer des microalgues, des bactéries, de petits protozoaires, une grande variété de particules,... Quelques espèces plus grosses (ex : *Asplanchna*) sont prédatrices et se nourrissent de protozoaires et d'autres rotifères. Ils disposent d'un mastax, composé de pièces dures adaptées à différentes actions (broyage, découpage, perçage,...).

1.1.1.2. Mode de reproduction

Les sexes sont séparés, mais les mâles sont peu nombreux et les femelles peuvent se reproduire de manière parthénogénétique. Le cycle typique de reproduction des rotifères pélagiques est caractérisé par un grand nombre (20 à 40) de générations parthénogénétiques. En conditions optimales, le temps de développement des oeufs est d'un jour, et celui des populations de femelles (2N) de 2 à 5 jours. Une femelle peut donner naissance à une 'fille' environ deux jours après être née. Occasionnellement, 1 à 2 fois par an, le cycle parthénogénétique est rompu, la division réductionnelle des chromosomes s'effectue et les femelles produisent alors des oeufs dits sexués haploïdes. S'ils ne sont pas fécondés, ils donneront naissance à des mâles haploïdes qui pourront féconder ces oeufs sexués, les rendant diploïdes, et devenant alors des oeufs de résistance, à cuticule épaisse, qui entrent en diapause et résistent aux conditions difficiles de l'environnement. Par la suite, ils donneront naissance à des femelles diploïdes à reproduction parthénogénétique.

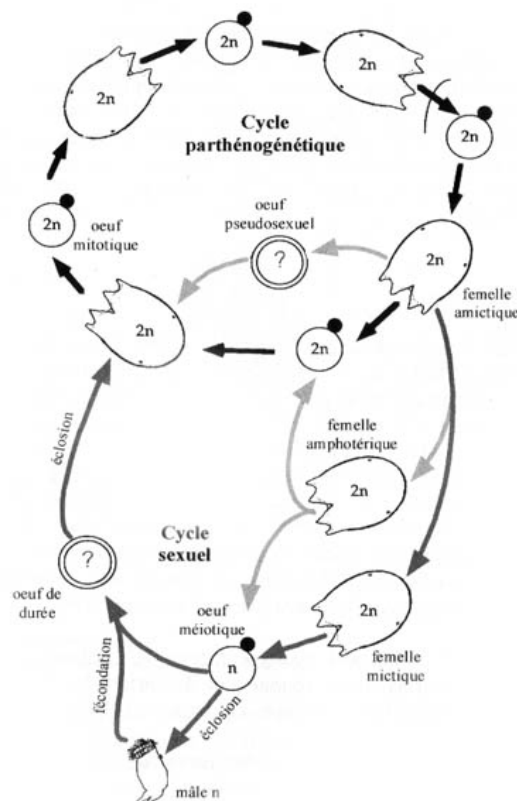


Figure 1.2. : Cycle de reproduction des rotifères (d'après NOGRADY,1993).

Les Crustacés sont presque entièrement aquatiques et essentiellement benthiques. La plupart sont marins. En eaux douces, les crustacés planctoniques sont dominés par les Cladocères et les Copépodes.

1.1.2. Cladocères

1.1.2.1. Généralités

Les Cladocères, dont on dénombre 400 espèces, ont des appendices aplatis et biramés qui servent à la fois pour la respiration et la locomotion. Ils sont fréquents dans tous les types d'eau douce à l'exception des eaux courantes rapides où on ne les trouve que lorsqu'ils sont entraînés par les courants à partir de zones plus calmes.

La plus grande partie des Cladocères (dont la taille est comprise entre 0,3 et 12 mm) se reproduit par parthénogenèse cyclique, mode de reproduction qui allie les avantages de la reproduction asexuée à ceux de la reproduction sexuée. Quelques uns d'entre eux ont une parthénogenèse obligatoire améiotique qui engendre uniquement des femelles (système déjà rencontré chez les Rotifères, qui ne permet aucune recombinaison génétique). Le développement est direct, les oeufs produits par les femelles sont transférés de l'ovaire à la chambre incubatrice de la carapace où ils se développent en embryons, puis en juvéniles (dont le nombre de stades peut varier de 3 à 8) qui, version miniature des adultes, sont libérés peu avant la mue (Hebert 1978) ; la croissance n'est pas interrompue chez les adultes.

Contrairement aux crustacés tels que crevettes, langoustines, homards,... le corps est transparent, translucide ou parfois coloré ; la segmentation n'est pas visible sauf exception. Chez la plupart, le thorax et le post-abdomen sont recouverts d'une carapace transparente bivalve dont l'ouverture ventrale et postérieure laisse sortir les appendices thoraciques et le post-abdomen.

La **tête** qui n'est pas comprise entre les valves est protégée par une capsule céphalique. Chez certaines espèces, la capsule céphalique est relativement réduite. Chez d'autres, elle présente des expansions comme la crête céphalique qui se développe antéro-dorsalement, le rostre, situé dans la partie ventro-postérieure, ou les bords latéraux en forme de carène ou de pointe. L'oeil composé unique, est localisé au centre de la tête. Les antennes, bien développées, sont insérées sur les côtés de la tête. Chaque antenne est constituée d'un article basal grand et large et de deux rames (endopodite et exopodite) formées de plusieurs articles chacune. Chacun de ces articles peut porter une ou plusieurs longues soies elles-mêmes munies de fines barbules. Ces soies augmentent la surface portante des antennes dont les battements permettent la nage des espèces planctoniques.

Entre les valves de la carapace, on peut apercevoir les mandibules dont la partie distale est fortement sclérotinée et 5 à 6 paires de pattes thoraciques biramées munies de nombreuses soies et épines.

On ne distingue généralement pas de véritable **abdomen** mais un **post-abdomen** constitué par l'extrémité du corps très mobile et, le plus souvent, repliée ventralement vers l'avant. L'extrémité du post-abdomen porte une paire de griffes incurvées (appelées furca par

certain auteurs). Le post-abdomen sort fréquemment des valves, il intervient également dans la locomotion des espèces benthiques et périphtiques.

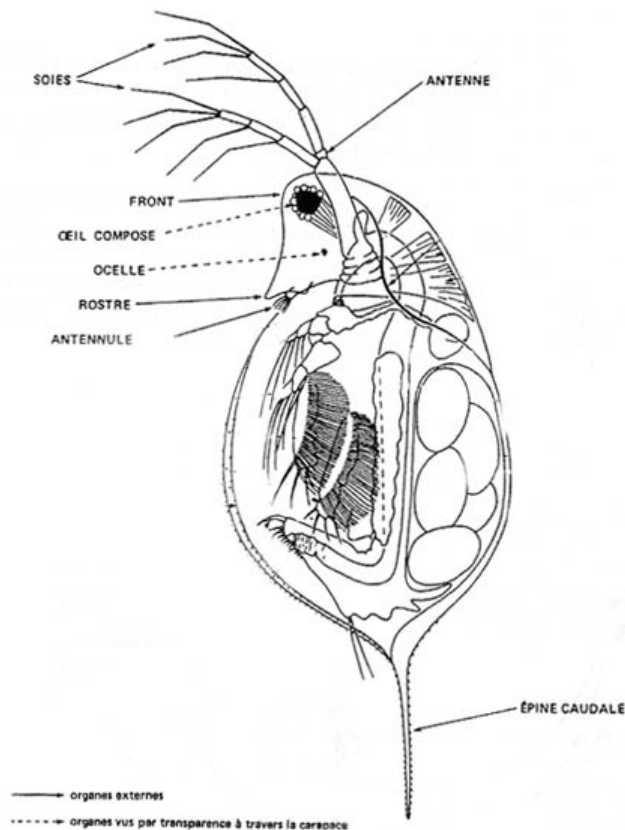


Figure 1.3. : Organisation générale d'un cladocère (d'après AMOROS, 1984).

A l'exception de quelques prédateurs, tous les autres Cladocères sont considérés comme des filtreurs plus ou moins spécialisés. Les mouvements des pattes thoraciques abondamment ciliées, créent en permanence un courant d'eau entre les valves. Ce courant assure le renouvellement de l'eau au contact des téguments et par conséquent les échanges respiratoires. Les mouvements complexes des appendices thoraciques servent aussi à filtrer l'eau et à retenir les particules nutritives en suspension. Leur régime est, comme chez les rotifères, omnivore : micro-algues, bactéries, détritiques organiques fins, algues unicellulaires...

1.1.2.2. Mode de reproduction

Les populations de Cladocères sont, la plupart du temps, constituées exclusivement de femelles qui se reproduisent par parthénogenèse. En position dorsale, entre les valves et le thorax, existe chez les femelles un espace, la chambre incubatrice, où sont pondus les oeufs et où se développent les embryons lorsqu'il s'agit d'oeufs parthénogénétiques. Les oeufs non fécondés donnent naissance à de jeunes femelles morphologiquement semblables aux adultes. Les générations parthénogénétiques se succèdent assez rapidement (temps de génération = quelques jours à quelques semaines).

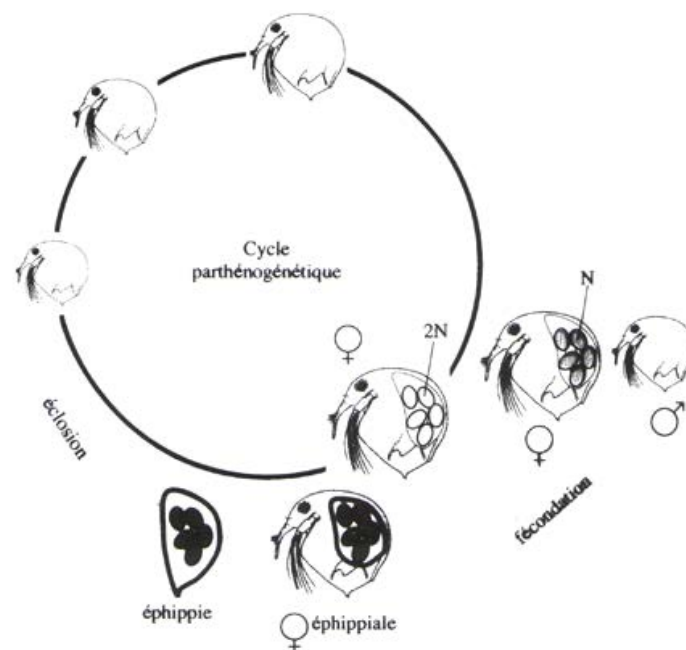


Figure 1.4. : Cycle de reproduction des cladocères (d'après AMOROS, 1984).

La production des mâles et la reproduction sexuée correspondent généralement à une détérioration des conditions environnementales. Chez les femelles qui s'accouplent et pondent des œufs fécondés, les parois de la chambre incubatrice s'épaississent et forment une protection particulière : l'éphippie. Contrairement aux œufs parthénogénétiques qui se développent immédiatement dans la chambre incubatrice, les œufs fécondés, appelés aussi œufs de durée, ont un développement différé et n'éclosent qu'après le retour de conditions favorables (Viroux, 2000).

Le polymorphisme saisonnier ou cyclomorphose des Cladocères est plus manifeste que chez tout autre groupe. S'il est fréquent en régions tempérées, il est plutôt rare en région tropicale.

1.1.3. Copépodes

1.1.3.1. Généralités

Le second grand groupe de Crustacés planctoniques d'eau douce est constitué par les Copépodes. Il en existe de nombreuses espèces pénétrant dans les milieux les plus variés : haute mer où ils forment la base du plancton et sont la principale source de nourriture pour les poissons, fonds marins et lacustres, lacs. Les Copépodes, dont la taille est comprise entre 0,5 et 3,5 mm, se caractérisent par l'absence de carapace. Contrairement aux cladocères, leur corps est nettement segmenté (présence stricte de 10 segments). On distingue un ensemble tête-thorax, et un abdomen. Les antennules sont généralement natatoires. Le premier segment du thorax est fusionné avec la tête (= céphalothorax). L'abdomen est composé de 4 segments, dépourvus d'appendices. Le dernier porte 2 appendices formant la furca.

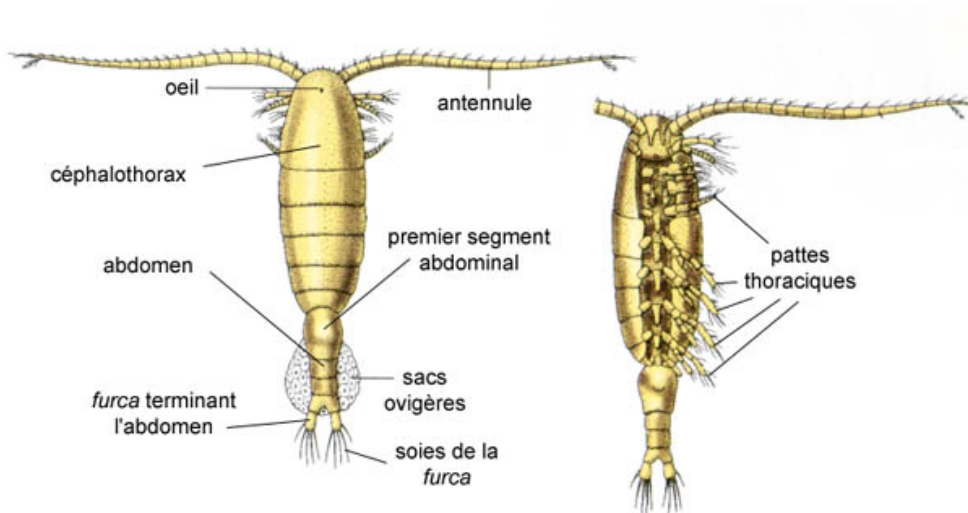


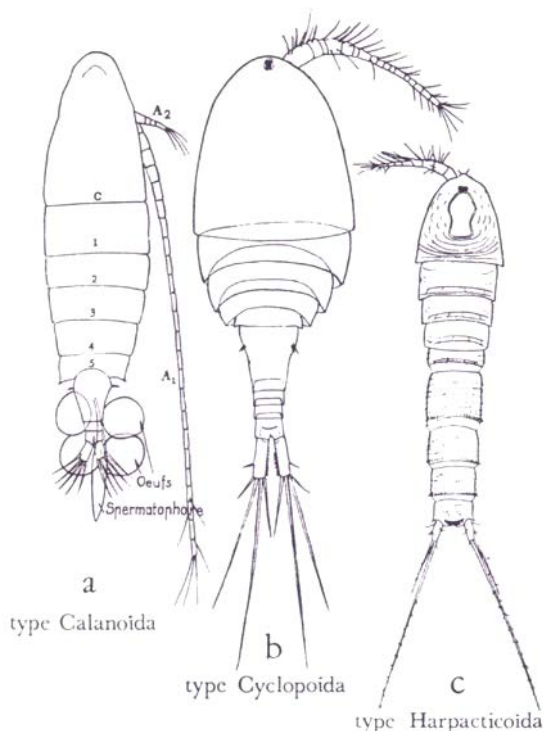
Figure 1.5. : Copépode (d'après DUSSART, 1967).

Les copépodes ne présentent aucun mécanisme de filtration à proprement parler. Le régime alimentaire est de nouveau varié. Certains sont purement végétariennes (diatomées), d'autres omnivores, d'autres sont exclusivement prédatrices (micro-crustacés, larves de diptères,...). Ces derniers peuvent s'attaquer à des proies aussi grosses que des têtards ou de jeunes alevins de poissons.

Les Copépodes se subdivisent en 3 sous-ordres :

- les calanoïdes,
- les cyclopoïdes,
- les harpacticoïdes.

1. Les calanoïdes sont caractérisés par une première paire d'antennes très longues (de 17 à 25 segments). Ils sont essentiellement pélagiques. Les femelles ne portent qu'un seul sac ovigère.



2. Les cyclopoïdes, à première antenne courte (6 à 17 segments), sont primitivement des espèces littorales benthiques mais quelques-unes ont colonisé la zone pélagique et y constitue l'essentiel du zooplancton surtout dans les petits lacs peu profonds. Les femelles portent 2 sacs ovigères.

3. Les harpacticoïdes, à première antenne très courte (5 à 9 segments), sont presque exclusivement littoraux, vivant au contact des macrophytes, des mousses et des matériaux organiques. Ils sont adaptés à saisir et à racler les sédiments et les macrophytes.

Figure 1.6. : Anatomie des trois types de copépodes des eaux continentales (d'après DUSSART, 1967).

1.1.3.2. Mode de reproduction

Parmi les Copépodes, les sexes sont séparés et présentent des dimorphismes sexuels plus ou moins marqués. La reproduction, chez certains copépodes, a lieu pendant toute l'année. Chez d'autres, elle est limitée à une période déterminée souvent courte. La reproduction est toujours sexuée, mais la fécondation des oeufs peut s'effectuer plusieurs mois après la copulation. On observe parfois une seule génération par an. Le nombre d'oeufs portés par les femelles dans 1 ou 2 sacs ovigères varie de quelques-uns à 72. Ils donnent naissance à des larves libres : nauplii (5 premiers stades).

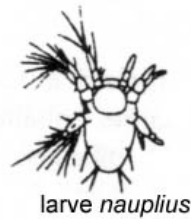


Figure 1.7. : Copépode, stade larve nauplius (d'après DUSSART, 1967).

Le temps nécessaire à ce développement larvaire varie selon l'espèce et les conditions saisonnières. Leur développement s'effectue par mues successives, séparant 12 stades distincts : les 6 stades naupliens ne sont pas segmentés, contrairement aux 6 stades copépodites qui leur succèdent. La croissance s'arrête au sixième stade copépodite, qui est l'adulte, les sexes sont séparés. Les stades naupliens, de petite taille, peuvent représenter des densités équivalentes aux Rotifères et aux Protozoaires, les adultes dont la durée de vie peut être de plusieurs mois, contribuant dans certains milieux au maintien d'une importante biomasse (Viroux, 2000).

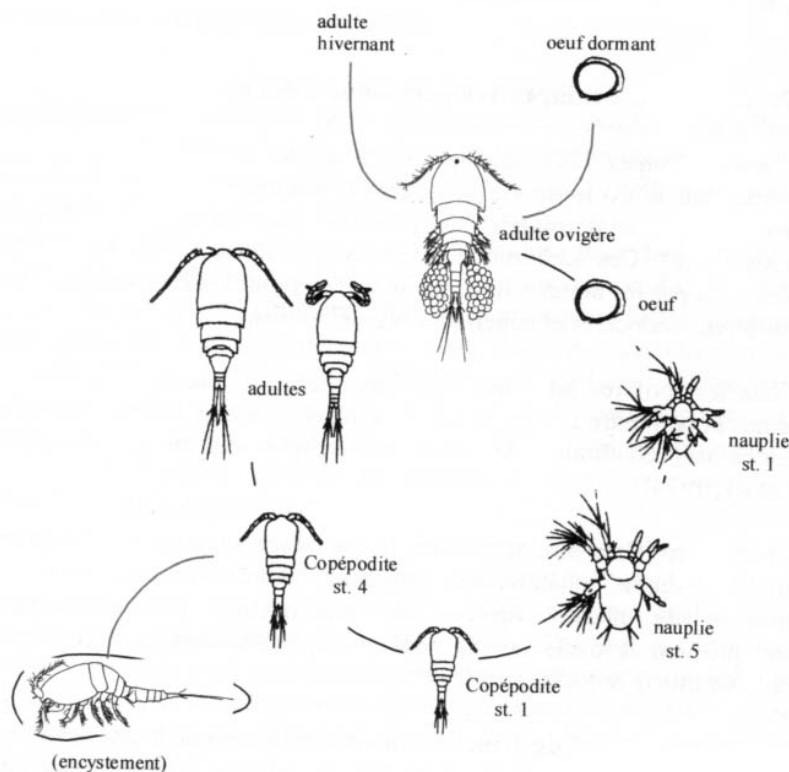


Figure 1.8. : Cycle de reproduction des copépodes cyclopoïdes (d'après DUSSART, 1967).

1.1.4. Protozoaires et organismes occasionnels

Les protozoaires ont rarement été inclus dans les études concernant les communautés zooplanctoniques. Cependant, ces origines peuvent dominer numériquement et représenter des biomasses comparables à celles des crustacés et des Rotifères. En particulier, les Ciliés planctoniques jouent un rôle clé non seulement en tant que nourriture du macrozooplancton, mais également en tant que consommateurs de proies pico- et nanoplanctoniques (Beaver & Crisman 1989).

1.2. La structure des communautés zooplanctoniques dans les grands lacs

1.2.1. Définition

Un lac est considéré ici comme une étendue d'eau libre stagnante remplissant une dépression naturelle des continents, sans contact direct avec les océans. C'est un plan d'eau naturel, ou par extension artificiel, circonscrit de terre ferme avec ou sans exutoire ou effluent, avec ou sans affluent. La longueur ou grand axe varie entre 1 km et 1000 km, la largeur entre 0.01 km et plus de 100 km, et la profondeur entre 0.001 km et plus de 1 km (Brochu & Michel, 1994).

Cette définition englobe des eaux de salinité très variée allant de quelques mg/l jusqu'à 450 g/l. La "mer" Caspienne est actuellement le plus grand lac du monde en termes de volume (78.10^3 km^3) et de superficie (374.10^3 km^2). En ce qui concerne les plus petits lacs, il est pratique de s'arrêter à une superficie de 1 ha et à un volume de 10.10^3 m^3 , ce qui correspond à une profondeur moyenne de 1 m. En dessous de ces valeurs, les plans d'eau sont le plus souvent envahis par la végétation et doivent plutôt être considérés comme des zones humides.

Les limites des lacs ne sont pas nettes. Un élargissement de rivière peut être caractérisé par des zones d'eau stagnante. Les lacs côtiers, souvent appelés lagunes, peuvent avoir une ouverture, quelquefois agrandie par l'homme, sur l'océan. Lorsque les échanges avec les eaux salées sont très importants, la lagune peut alors être considérée comme faisant partie du milieu marin (cas pour la mer Baltique). Certains lacs ne sont pas en eau de façon permanente mais intermittente (plaines d'inondation, lacs en région karstique), ou occasionnelle (lacs en région aride).

La répartition des propriétés chimiques (concentration en solutés, O_2, \dots), et physiques (lumière, chaleur, turbulence, ...) imposent aux lacs une structure physique très liée à leur morphologie et dont dépend l'organisation des communautés biologiques (Pourriot, 1995). Les communautés caractérisant la zone pélagique des grands lacs se distinguent par leur aptitude à se développer en l'absence d'un support solide. Cette communauté est constituée d'organismes nageant ou flottant, comme le phytoplancton et le zooplancton. Dans les lacs très profonds, par exemple le lac Baïkal et le lac Tanganyika, la zone pélagique peut excéder plusieurs centaines de mètres.

1.2.2. Les grands lacs profonds

Les apports sont relativement négligeables dans les grands lacs et le fonctionnement est dominé par les processus de recyclage dans la zone pélagique. Le temps de renouvellement des eaux est long (plus de 10 ans), voir très long : pour le Tanganyika 320 à 730 ans, suivant les estimations (Pourriot, 1995). La grande inertie entraîne la disparition des phases sexuées chez le zooplancton à reproduction parthénogénétique : les Rotifères et les Cladocères.

La richesse spécifique des microcrustacés planctoniques est significativement corrélée à la profondeur, la surface et au volume du lac (Pourriot, 1995). Cette supériorité en nombre d'espèces des grands lacs, par rapport aux petits, est vraisemblablement liée à leur hétérogénéité spatiale (Dodson, 1991). Les lacs profonds, généralement d'origine tectonique et plus âgés (20 millions d'années pour le Tanganyika) ont un taux d'endémisme élevé :

- 80 % aux lacs Tanganyika, Victoria et Titicaca ,
- 93 % pour la faune ichtyologique du lac Malawi,
- 65 % pour la faune totale du Baïkal,
- 99 % pour les Amphipodes du Baïkal.

1.2.3. Les grands lacs peu profonds

Dans les grands lacs peu profonds, la zone littorale peut excéder 20 % de sa superficie totale. Elle constitue des milieux de transition avec les zones humides : des lacs de tourbières, des plaines d'inondation, des grands lacs comme le lac Tchad, le lac Chilwa. Suivant les fluctuations saisonnières du niveau, la répartition des zones littorales peut être très variable.

La stratification thermique n'apparaît que transitoirement dans les lacs peu profonds. La totalité de la colonne d'eau s'échauffe et la différence de température entre le fond et la surface est faible. Le gradient thermique disparaît facilement sous l'action du brassage causé par un vent faible. Il en résulte une absence de gradient chimique et une oxygénation complète du lac.

1.3. Les forces structurantes des peuplements zooplanctoniques

1.3.1. L'activité nutritionnelle

La croissance des espèces de grande taille est généralement favorisée par une nourriture abondante, tandis que la croissance des espèces de petite taille est avantagée par de faibles concentrations en nourriture. Le seuil minimum de nourriture requis par les Calanoïdes pour assurer leurs dépenses énergétiques est inférieur à celui des Cladocères.

Lorsque les conditions deviennent drastiques, ce sont les espèces qui se contentent des plus faibles concentrations nutritives qui sont gagnantes. Quand la nourriture est abondante, ce sont les espèces opportunistes qui tendent à atteindre les plus fortes densités (Viroux, 2000).

Principalement chez les espèces spécialistes, mais aussi chez les espèces généralistes, il existe un degré de sélectivité. La taille des particules est le principal critère de sélection (Bogdan & Gilbert, 1984) mais aussi les qualités organoleptiques de la nourriture disponible (Starkweather, 1980). La qualité de la nourriture est un facteur important dans la dynamique des populations de calanoïdes. Ils domineront les milieux extrêmement riche ou pauvre en quantité de nourriture ou les milieux riches en nourriture de qualité moyenne (Richman & Dodson, 1983).

1.3.2. La prédation

Il est naturel de penser qu'il y a une prédation exercée sur le zooplancton par différents consommateurs secondaires. En général la prédation affecte l'abondance relative des espèces davantage que la compétition ; elle est aussi responsable de variations de la distribution des âges et des tailles. En plus, dans certains cas, des communications s'établissent induisant des comportements de fuite résultant en des migrations horizontales ou verticales (Pourriot, 1995).

Quand la prédation est peu importante, il y a phénomène de compétition entre le zooplancton herbivore de petite taille et le zooplancton de grande taille avec dominance des calanoïdes. Le zooplancton de grande taille ingère non seulement de plus grandes particules mais en plus se nourrit plus facilement de fines particules que les petits herbivores. Le plancton herbivore est en compétition interspécifique pour la matière fine (1 à 12 μm) en zone pélagique (Brooks & Dodson, 1965).

En période de prédation intense toute espèce de grande taille est éliminée, permettant le zooplancton de petite taille d'échapper à la prédation et de devenir dominante. La prédation par les poissons sélectionne les proies les plus grandes et par la même occasion les plus visibles pour ces chasseurs visuels. La disparition des grandes espèces favorise une communauté de plus petites espèces, plus immunes à la capture (Brooks & Dodson, 1965).

Le niveau de lumière, la visibilité des proies et leurs capacités visuelles sont des facteurs déterminants de leur efficacité de prédation des prédateurs vertébrés. Leur alimentation est essentiellement diurne, mais peut se poursuivre par nuits claires, étoilées ou de pleine lune.

Les lacs abritent également une grande diversité de prédateurs invertébrés du zooplancton. Ils se répartissent dans plusieurs groupes caractérisés par leur comportement alimentaire. Les Chaoboridés, les Copépodes Cyclopoïdes, les grands Cladocères et le Rotifère *Asplanchna* sont considérés comme des prédateurs carnivores obligatoires. Les Copépodes Calanoïdes sont des prédateurs facultatifs ayant un comportement de filtreur. L'effet de prédation des grands prédateurs diffère beaucoup à celui des petits. Les premiers éliminent surtout les plus grandes proies et leur choix se porte sur celles qui sont sexuellement matures, c'est à dire celles qui sont visibles. Les seconds par contre éliminent les petites proies, souvent sexuellement non matures.

Le succès d'une population va dépendre, entre autres, de sa capacité à échapper à ses prédateurs et à survivre jusqu'à la maturité. La prédation doit également être considérée comme un facteur de régulation de la dynamique des populations, la disponibilité des ressources énergétiques demeurant le facteur-clé du succès de développement des organismes.

1.3.3. La compétition

La compétition peut constituer un facteur de régulation. Elles se manifestent au moment où des organismes planctoniques ayant des exigences alimentaires voisines disposent d'un espace dans lequel les ressources deviennent limitées. Une compétition va s'établir entre les individus ou entre les populations.

La compétition interspécifique peut influencer la distribution spatiale des espèces. La compétition intraspécifique au contraire, est une compétition de survie. Elle est en relation directe avec la densité des individus qui tentent de s'approprier le plus de ressources possibles et entrent en concurrence (Pourriot, 1995).

Les changements saisonniers des seuils limites de nourriture induisent des changements de compétitivité des espèces, d'autant que les variations ne permettent pas à chaque espèce de retrouver simultanément des conditions thermiques et nutritionnelles optimales. Généralement la compétition est temporaire et se traduit par des fluctuations de densité.

1.4. Les milieux étudiés

1.4.1. Le Lac Tanganyika, environnement abiotique

1.4.1.1. *Géographie, géologie, topographie*

Le lac Tanganyika se situe dans l'ouest de la 'Rift Valley' ou vallée d'effondrement de l'Afrique de l'Est à 100 km plus au sud du lac Kivu. Bujumbura, au Burundi, forme son extrémité nord, la République Démocratique du Congo, sa rive ouest, la Tanzanie, sa rive est, et la Zambie, son extrémité sud.

Du côté tanzanien notamment, plusieurs rivières se jettent dans le lac. La plus importante est cependant la Ruzizi, qui est l'émissaire du Lac Kivu : cet affluent, se jetant dans le lac près de Bujumbura a un effet majeur sur la géochimie du Lac Tanganyika. Sur la rive congolaise, à Kalemie (ex-Albertville), la rivière Lukuga conduit les eaux du lac jusqu'au fleuve Zaïre, qui se jette à son tour dans l'Atlantique. Cet écoulement permanent a pour conséquence la relativement faible concentration en sels minéraux de ses eaux (moins de 0.4 g/l).

Le lac a une longueur maximum de 650 km et une largeur moyenne de 50 km. Il a une profondeur maximum de 1470 m dans le bassin sud (Nimubona, 1979). Son altitude se situe, suivant le niveau de ses eaux, entre 773 et 777 m au dessus du niveau de la mer. Sa surface est de 32900 km². A l'ouest, la République Démocratique du Congo possède 14800 km² d'eaux territoriales, à l'est, la Tanzanie 13500 km², au sud, la Zambie en possède 2000 km², et enfin au nord, le Burundi 2600 km².

A l'époque du plissement alpin, le socle continental africain trop rigide n'a pu être plissé, mais sous l'action des forces tangentielles ce massif s'est fracturé donnant naissance

aux 'Grabens' de l'Afrique, du nord de la mer morte au sud-ouest de l'embouchure du Zambèze dans l'Océan Indien. Le lac Tanganyika remplit un de ces 'Grabens'.

1.4.1.1.1. Les rives du lac

La plupart des rives sont les bords du graben même. Elles forment alors des escarpements rocheux fort raides et élevés jusqu'à 1000 et même 2000 m d'altitude.

A d'autres endroits, les bords du Graben plus en retrait laissent place à des plaines alluvionnaires. Les principales se situent à Baraka, Nyanza, Zongwe, donc aussi bien dans le nord que le sud.

Il faut noter aussi les belles baies peu profondes comme celles de Bujumbura, Kalemi, Sumbu,... Au fond des baies peu profondes apparaissent des affleurements gréseux d'origine récente. Le fond est ordinairement en pente douce et ne dépasse pas 200 m.

1.4.1.1.2. Le relief

On peut diviser le lac en quatre bassins (avec deux principaux du nord et du sud) d'après le relief du fond (Evert, 1970):

- le bassin de Bujumbura, qui va de la baie de Burton à la plaine de la Ruzizi. Il a une profondeur maximum de 450 m.
- le bassin du nord en face de Kigoma, de la presqu'île d'Ubwari au seuil de Kungwe atteint 1310 m de profondeur dans la fosse Baron Dhanis.
- le bassin de Kalemi, du seuil de Kungwe à l'axe Moba-Cap Kibwesa atteint 885 m. C'est à partir de Kalemi que le lac prend une direction vers l'est
- le bassin du sud de Zongwe est le bassin le plus profond de l'Afrique, avec la fosse Alexandre Dalcommune qui atteint 1435 m.

1.4.1.1.3. La nature du fond du lac

Au dessous de 100 m de profondeur, les fonds sont sédiments pouvant atteindre 50 m d'épaisseur. La couche de vase fine et verte, d'origine biologique, est surmontée d'une autre couche de vase noire, épaisse et très fluide. Au mêmes profondeurs mais au large des embouchures de rivières, nous retrouvons des vases terrigènes.

Dans la zone littorale, les fonds sont de nature diverse. Le plus souvent le fond est rocheux, surtout sur les bords du graben Les fonds sableux sont peu nombreux et se retrouvent au voisinage des côtes basses.

1.4.1.1.4. Les rivières affluentes

Les rivières affluentes sont de types variés.

- La Lugumba, la Lofu, la Malagarazi sont toutes des rivières à cours lent et sinueux qui coulent sur des plaines étendues.
- La Ruzizi qui sert de déversoir au lac Kivu vers le lac Tanganyika a un court rapide au début et se ralentit très fort vers la fin.

- La rivière Kalambo, lente au début, se jette dans le lac en torrent rapide. Elle forme des chutes de 200 m avant de se jeter dans le lac (Kalambo Falls).
- Les rivières Mwerazi et Zongwe sont torrentielles sur tout leurs parcours.

Le débit des rivières rapides varie fortement suivant les saisons. Lors des crues, elles apportent une quantité importante de sédiments. On retrouve des cônes de sédimentation parfois à grande profondeur (Capart, 1952). L'apport en eau des affluents a été évalué, pendant leur période de crue pendant les mois de saison des pluies. On estime qu'une crue centenaire arrive au lac avec un débit moyen de 4000 m³/s et une crue d'importance moyenne avec un débit moyen de 2000 m³/s. Le débit mesuré à l'exutoire du lac, la Lukuga, est de 265 m³/s, avec un maximum de 1015 m³/s mesuré en avril 1971 (Cadic, 1979)

1.4.1.2. Le climat

L'action du climat sur le milieu physico-chimique et biologique du lac est importante, car les phénomènes se trouvent très étroitement liés (Capart, 1952).

1.4.1.2.1. La température de l'air

Pendant la saison des pluies, la température journalière oscille entre 20° et 30 °C. Pendant la saison sèche, le minimum se situe à 16°C et le maximum à 25°C (Capart, 1952).

La température de l'air est fortement influencée par la température des eaux du lac. Les variations journalières sont assez régulières, mais des chutes de 6°C sont possibles après un orage.

1.4.1.2.2. Les vents

Le régime des vents au lac Tanganyika est lié à deux phases saisonnières :

- les alizés du sud-est, qui soufflent sur le lac d'avril à septembre, sont les vents les plus forts.
- les alizés du nord qui soufflent de septembre à mai.

Pendant toute l'année, il existe un régime de brise côtière journalier. Le vent souffle du lac vers la terre durant le jour, et de la terre vers le lac pendant la nuit. Ce régime journalier est cependant perturbé par des vents du nord pendant la saison des pluies, et par des vents du sud-est en saison sèche (Cayron, 1979). Au milieu du lac, le vent est de direction variable.

1.4.1.2.3. La pluviosité

Bultot (1954) donne pour la période de 1930 à 1946 les moyennes de précipitation suivantes :
Kalemie : 1.166 mm/an,
Nyanza : 1.081mm/an,
Bujumbura : 850 mm/an,
Uvira : 972 mm/an.

Remarquons que les différences entre les stations sont assez proches. Néanmoins, la pluviosité est nettement moindre sur le lac que sur les rives.

Les orages sont plus fréquents de jour que de nuit, surtout entre midi et 15 h.

1.4.1.3. La physico-chimie du lac

1.4.1.3.1. Caractéristiques physiques du lac

Transparence

La transparence varie en un même point au cours de l'année mais la plus grande partie des eaux du large ont une grande, voir très grande transparence atteignant parfois 22 m avec le disque de Secchi (Coulter, 1991).

Dans les baies à fonds sableux ou vaseux, à proximité des rivières, la transparence est fortement diminuée.

Dans les baies rocheuses, où ne débouchent pas de rivières, la transparence atteint 12 à 15 m.

Température

Pour Coulter (1991) il existe trois couches qui sont bien différenciées pendant la saison des pluies (d'octobre à avril):

- la couche supérieure, l'épilimnion, jusqu'à 80 m dans laquelle s'effectue une variation de température journalière avec des températures qui oscillent entre 22 et 29°C, séparé par une thermocline
- du métalimnion, atteignant au moins 200 m, qui subit une variation saisonnière de température, séparée par une thermocline (moins marquée) de
- l'hypolimnion, couche profonde n'étant oxygénée que dans la partie supérieure, qui a une température uniforme, variant entre 24 et 25°C. Il occupe le plus grand volume du lac.

D'avril à septembre, les alizés du sud-est poussent la couche d'eau de surface vers le nord. On observe de ce fait une inclinaison vers le bas des isothermes du sud au nord du lac. La thermocline supérieure est bien formée au nord alors qu'elle apparaît de façon moins nette au sud.

Fluctuations du niveau d'eau

Le lac subit trois genres de variations :

- les variations journalières,
- les variations saisonnières,
- les variations interannuelles.

Les variations journalières sont dues principalement aux pluies mais également aux vents qui provoquent, en saison sèche, une montée d'eau pouvant atteindre 10 cm.

Les variations saisonnières semblent directement liées à la pluviosité, en fonction de la succession saison sèche - saison des pluies (Capart, 1952).

Les variations annuelles seraient dues à des apports de pluies plus importantes d'une année à l'autre.

L'évaporation de l'eau enlève une couche de 1,6 à 2,0 m d'eau par an. La Ruzizi, ainsi que 70 autres rivières apportent au lac une bonne quantité d'eau, sans compter les nombreux torrents qui se forment lors des pluies violentes.

L'équilibre du niveau du lac est instable. Une forte pluviosité sur le bassin du lac Tanganyika peut, alors que l'évaporation reste identique, faire augmenter considérablement le niveau. En 1964, le niveau des eaux atteignit 777 m d'altitude. Il en résulta une inondation des principaux ports du lac comme Bujumbura et Kigoma.

1.4.1.3.2. Composition chimique

Oxygène dissous

La teneur en oxygène dissous diminue généralement très rapidement avec la profondeur : elle passe de 20% de la saturation à 70m à 10% à 100m et à 2% à 170m pour le bassin nord (Coulter, 1991).

La profondeur où l'oxygène disparaît varie fortement d'un endroit à un autre (+/- 100 m à Kigoma, +/- 225 m à Mpulungu). Cependant cette profondeur varie également suivant l'époque de l'année. En moyenne, on rencontre une eau complètement privée d'oxygène à partir de 225 m, ce qui veut dire que $\frac{3}{4}$ du volume du lac est anoxique.

Coulter (1991) fait remarquer que le point zéro en oxygène dissous est associé aux isothermes. Nous trouvons en surface 7 mg/l, cette concentration diminue régulièrement avec les isothermes. Il est à noter que l'oxygène dissous n'est nullement limité en profondeur par la thermocline. Cette caractéristique rapproche le lac Tanganyika des océans.

Sels dissous

La composition chimique est remarquablement homogène dans le Tanganyika (Kufferath, 1952). Les concentrations en Na^+ , K^+ et Mg^{++} varient peu en fonction de la profondeur (Craig, 1974). La concentration moindre en surface des ions Ca^{++} , SiO_4^{4-} , PO_4^{3-} et NO_3^- est sans doute due à l'utilisation biologique de ces sels. L'augmentation du H_2S et de NH_4^+ avec la profondeur est due à la décomposition de la matière organique par les micro-organismes.

La zone littorale diffère très peu du large dans sa composition chimique. Elle est cependant fortement influencée à proximité des estuaires. Chimiquement et biologiquement ces derniers se distinguent nettement du lac en y constituant en quelque sorte des extensions fluviales (Cayron, 1979).

L'homogénéité chimique, malgré la profondeur du lac, suppose une certaine circulation qui brasse cette masse d'eau.

1.4.1.3.3. Circulation des eaux dans le lac

Beauchamp (1939) observe notamment qu'en début de saison des pluies, le vent du sud passe au nord provoquant le reflux des eaux vers le sud jusqu'alors poussées vers le nord. La composition relativement uniforme des eaux de surface et des eaux profondes fut considérée comme l'évidence d'un mélange des eaux profondes. Les turbulences dues à ce mouvement des eaux provoqueraient des échanges limités entre l'épilimnion et les couches supérieures de l'hypolimnion riche en sels nutritifs.

Craig (1974) ainsi que Edmond et Stallard (1975) divisent le lac en trois couches distinctes :

- La couche brassée agitée par le vent qui va en moyenne jusqu'à une profondeur de 50 m environ.
- Une zone intermédiaire où ils notent une forte variation de concentration en Cl^- . L'eau intermédiaire est la masse d'eau dans laquelle le brassage vertical a lieu, à la fois par le processus appelé 'diffusion' et par un véritable écoulement vertical, 'upwelling'.
- La masse d'eau profonde à partir de 300 m de profondeur. Cette masse subit un brassage lent.

Coulter (1991) a longuement étudié la stratification thermique dans le sud (de 1963 à 1966) et dans le nord.

Dans le sud du lac il observe, de fin mai à fin septembre, alors que les alizés du sud-est soufflent, un 'upwelling' périodique des eaux inférieures de l'hypolimnion jusqu'à 150 m. En effet, il y a une montée de l'isotherme de $23,5^\circ\text{C}$ à des profondeurs supérieures à 150 m. Ces mouvements ont été confirmés par la diminution périodique de l'oxygène à ces niveaux, et le mélange général pendant cette période fut accompagné d'un accroissement dans la production du phytoplancton qui ferait suite à la montée des nutriments (Coulter, 1991). Une mortalité importante intervient parfois chez les poissons pendant la saison des vents du fait d'un appauvrissement en O_2 de la colonne d'eau.

Par contre, au nord du lac, Coulter (1991) observe un refroidissement et un enfoncement de l'épilimnion pendant la saison des vents du sud-est. Quand les vents du sud cessent, il observe une brusque remontée de la thermocline dans le nord qui a probablement dû correspondre à la chute de la thermocline dans le sud. Il y a dans le nord également un 'upwelling' le long des côtes, apportant des nutriments en surface qui diffusent alors vers le large, à condition que la thermocline soit suffisamment haute.

Le brassage des eaux est divisé en deux systèmes principaux :

- Le premier qui s'étend de la surface à +/- 500 m,
- Le second, de cette limite jusqu'au fond.

Dans la partie supérieure, le brassage serait provoqué par les turbulences et les déplacements de masses d'eau dans l'épi- et le métalimnion sous les effets du vent du sud, et par les vagues internes dans l'hypolimnion supérieur, mais aussi par les variations de température à la surface.

Dans le système inférieur, le brassage des eaux serait dû à un mouvement de convection provoqué par le réchauffement des eaux de profondeur (Capart, 1952). Cette accroissement en dessous de 1000 m serait dû à un réchauffement géothermique (Hutchinson, 1967 et Capart, 1952)

1.4.2. Le lac Tanganyika, environnement biotique

Découvert en 1958 par les explorateurs anglais Burton et Speke, ce lac, large de 50 km en moyenne, et profond de 1435 m, est une vraie mer intérieure d'eau douce, où se sont développées un grand nombre d'espèces endémiques.

L'ancienneté (il y a environ 20 millions d'années) et la taille impressionnante du lac lui ont conféré une biodiversité exceptionnelle : il recèle plus de 200 espèces de poissons cichlidés, apparus il y a 5 millions d'années, de 1 à 40 cm de long, prolifiques grâce à la variété de leur alimentation et au grand soin qu'ils apportent à protéger leurs œufs et leurs alevins, qu'ils stockent parfois dans leur bouche. On trouve dans le lac encore d'autres espèces endémiques comme le barracuda, le poisson-chat et le maquereau du Tanganyika, ou le dagga (en fait correspondant aux deux clupéidés pélagiques : les sardines *Limnothrissa* et *Stolothrissa*). On y trouve également des crabes, mollusques et crustacés endémiques.

Les cormorans, martins-pêcheurs géants, balbuzards, loutres à cou tacheté ou loutres du Congo sont les principaux prédateurs de toute cette faune lacustre. Parmi ces prédateurs, citons encore les grosses tortues d'eau, qui aiment à dévorer les oeufs des cichlidés. Les deltas d'embouchure des rivières, comme à 60 km au sud de Kigoma, celui de la Malagarasi, une rivière descendant des hauts plateaux, abritent des crocodiles, des hippopotames, et des cobras d'eau uniques au monde, qui pêchent le jour et passent la nuit dans les rochers de la rive. De manière générale, les crocodiles fuient les rivages fréquentés où ils peuvent être dérangés dans leurs bains de soleil et dans la ponte des oeufs (qu'ils enterrent dans le sable).

La pêche au large est abondante : tilapias, perches du Nil, poissons-chats, poissons tigres, sangaras, et daggas fréquemment mangés frits ou séchés au soleil et envoyés par cargaisons entières dans le reste du pays. De nombreux pêcheurs habitent les rives du lac, ils ont parfois des barques en troncs creusés. Mais l'exploitation non contrôlée des forêts et la raréfaction des très grands arbres font que aujourd'hui la majorité des barques sont construites simplement en planches. Les pêcheurs travaillent surtout la nuit: ils utilisent des lampes à pétrole sous pression (autrefois de simples feux de bois) pour attirer les sardines du Tanganyika.

La profondeur du lac maintient l'eau relativement fraîche, très saine et parfaitement exempte de bilharziose : on peut se baigner à peu près partout dans le lac Tanganyika, étant donné l'extraordinaire pureté de ses eaux, que tous les riverains boivent, puisque de toute manière il n'y a pas d'égouts pour les eaux usées dans les villages.

1.4.3. Les peuplements de zooplancton

1.4.3.1. La communauté zooplanctonique du Tanganyika

D'après Leloup (1952), la communauté du zooplancton est dominée par les Copépodes pélagiques. Les Cyclopoides représentent environ +/- 70% du total de la communauté pélagique du zooplancton et Leloup (1952) observe +/- 30% de *Tropodiatomus simplex*. La méduse (*Limnocrania tanganyicae*) est capturée régulièrement, contrairement aux crevettes

(*Limnocaridina parvula*, *L. retarius* et *L. similis*), les larves des poissons, *Vorticella* spp. (principalement répartis dans des couches peu profondes) et quelques rares Rotifera.

Le zooplancton effectue des migrations verticales diurnes. La lumière serait le facteur le plus important qui règle ces migrations (Leloup, 1952). Le plancton se trouverait, pendant le jour, entre 50 et 125 m de profondeur. A la tombée du jour, il remonterait en s'accumulant surtout à 10 m de profondeur (Leloup, 1952).

La succession des espèces est réglée par différents facteurs qui agissent en alternance, favorisant une espèce ou l'autre (Pourriot & Meybeck, 1995). Dans la communauté pélagique zooplanctonique du lac Tanganyika, les cyclopoïdes et les calanoïdes, comme dans tout autre lac de la zone tropicale avec une température annuelle élevée, ont une reproduction presque constante. L'aspect saisonnier du zooplancton tropical a déjà été étudié par Twombly (1983), Narita *et al.* (1986), Mulimbwa et Bwebwa (1987), Mulimbwa (1987, 1988, 1991) et Vuorinen *et al.* (1994). Toutes ces publications mentionnent une importante abondance saisonnière des calanoïdes et cyclopoïdes deux fois par an. L'abondance des copépodes augmente considérablement deux fois au cours du cycle annuel : une légère augmentation pendant les mois d'avril et mai et une très forte augmentation à la fin de l'année.

Les lacs tropicaux présentent généralement de faibles variabilités saisonnières (Melack, 1979) mais la faible amplitude de ces variations est souvent assimilée aux conditions estivales qui règnent en zone tempérée (Harris, 1986). Il s'ensuit des variations de la biomasse et de la productivité phytoplanctonique et une succession des espèces zooplanctoniques peu marquée (Lewis, 1978). Cependant les processus biologiques peuvent fluctuer même en absence des fluctuations environnementales extérieures (Richerson & Carney, 1988). En plus, Reynolds (1984) remarque des diversités relativement grandes des peuplements planctoniques en raison des variations des vents, de la pluie, de température,...

1.4.3.2. Mobilité du zooplancton

La diversité de l'habitat pélagique sera exploitée par les espèces planctoniques en fonction de leur capacité à modifier activement leur position verticale et de leur aptitude à s'opposer à l'action de la gravité (Angeli *et al.*, 1995).

Alors que la dispersion du phytoplancton s'effectue plutôt passivement, celle du zooplancton est largement active. La variabilité spatio-temporelle qui en résulte constitue un facteur qui implique l'analyse des dynamiques et l'estimation des biomasses globales. Les vitesses moyennes de déplacement des zooplanctontes sont comprises entre 0,02 et 1 cm.s⁻¹ avec d'importantes variations suivant les groupes :

Chez les petits Rotifères, la vitesse de nage (0,1 à 0,7 mm.s⁻¹) est limitée. Ces petits organismes utilisent essentiellement leur ciliature pour la nage. Leur mouvement est relativement uniforme avec de faibles capacités d'accélération.

Chez les Cladocères, les possibilités de déplacement sont plus importantes (plusieurs mm.s⁻¹), quoique encore limitées. Le déplacement est rendu possible grâce aux mouvements réciproques des antennes.

Les Copépodes présentent, par contre, une forme hydrodynamique en goutte d'eau (Cyclopoïdes) ou en torpille (Calanoïdes). Cette forme, qui autorise des vitesses de nage élevées (0,5 à 1 m.s⁻¹), leur permet d'adopter une stratégie de fuite face aux prédateurs

(Kerfoot et al., 1980). La nage résulte principalement de l'activité des quatre paires d'appendices thoraciques et des antennules.

L'installation d'un gradient vertical physique ou chimique influence fortement la répartition verticale du zooplancton. La pénétration de la lumière délimite une couche de forte production organique où se concentrent herbivores et carnivores. La thermocline constitue une barrière infranchissable pour certains organismes. Le maximum de biomasse zooplanctonique se situe donc très souvent au-dessus ou au niveau de cette discontinuité thermique et densitaire, dont l'effet peut être renforcé par un oxycline. L'évitement des eaux superficielles peut résulter de causes diverses telles que la prédation, la compétition, rarification de nourriture ou des températures élevées.

1.4.3.3. Causes de migration

Les mouvements d'ascension et de descente active, qui nécessitent un surcroît d'activité, ont un coût énergétique. Cette dépense supplémentaire ne peut s'expliquer que si ce comportement présente un bénéfice pour la population. Il peut y avoir un avantage métabolique et/ou démographique aux migrateurs. L'idée est un gain énergétique chez les Copépodes, se nourrissant la nuit dans l'épilimnion plus chaud et plus riche en nourriture, et restant le jour dans les couches plus froides de l'hypolimnion. Ce gain étant largement entamé par le retard du développement à basse température. D'autres hypothèses du même type ont été émises telles que l'évitement du jeûne ou celle supposant une biomasse algale plus élevée le soir que le matin (du fait d'une photosynthèse diurne et d'une période nocturne déficitaire) et un taux d'ingestion accru après une phase de jeûne nocturne (Pourriot et Meybeck, 1995).

L'hypothèse majeure justifiant la migration verticale est que les animaux évitent l'épilimnion dangereux durant le jour, ce qui résulte dans une diminution de la mortalité. Ce concept d'évitement de la prédation paraît actuellement l'un des plus largement accepté. L'épilimnion n'offrant pas d'abri, le zooplancton ne peut trouver refuge vis-à-vis des prédateurs vertébrés en particulier (poissons planctonophages) que dans le méta- ou l'hypolimnion plus obscur. Cette hypothèse suppose la descente des organismes les plus vulnérables (les plus gros et les plus pigmentés) à l'aube et leur remontée au crépuscule dans les strates plus nutritives. Si les températures plus froides des couches profondes entraînent une augmentation du temps de génération, un calcul théorique montre que la migration est avantageuse quand la mortalité en surface dépasse 7,5% (Vuorinen, 1987).

Pour bien comprendre la répartition verticale d'une population zooplanctonique, il faut avoir présentes à l'esprit les causes de cette répartition.

Ce sont tout d'abord les exigences de chaque espèce présente : les exigences physiologiques en énergie et en matières nutritives et les réponses aux variations des facteurs de répartition (causes physiologiques primaires). Ce sont aussi les effets de la cohabitation et de la prédation (causes physiologiques secondaires) (Cfr. 1.3.). Interviennent ensuite les facteurs de reproduction, taux et vitesse (causes biologiques) et enfin les facteurs physiques, tels que température, courants, lumière etc., liés aux variations mêmes du milieu (causes écologiques).

a) Causes physiologiques primaires

Les migrations verticales du zooplancton semble montrer qu'elles sont le résultat d'influences à la fois photiques et nutritives mais aussi des réactions à des conditions physiologiques mouvantes (Dussart *et al.*, 1966). Au Tanganyika, les copépodes sont capables de migrer journalièrement d'une centaine de mètres, traversant deux fois par jour la thermocline principale (Kufferath, 1952).

Le zooplancton ne vit guère que dans les 120 à 200 premiers mètres, sur plus de 1400. Il migre quotidiennement entre cette profondeur et les couches superficielles. Au-dessous, la vie n'est qu'anaérobie et seules des bactéries peuvent prospérer aux dépens de la pluie de cadavres qui s'abat continuellement vers les couches profondes. Par des phénomènes encore mal expliqués de diffusion et de turbulence, les substances minérales libérées par l'action bactérienne sont remises en circulation. Il y a pourtant, par la distribution de l'oxygène, une répartition verticale du plancton liée essentiellement à cet élément indispensable aux êtres aérobies (Pourriot & Meybeck, 1995).

b) Causes physiologiques secondaires

Les animaux évitent l'épilimnion dangereux durant le jour. Le concept de la prédation paraît être une des principales raisons de cette fuite. L'épilimnion n'offrant pas d'abri, le zooplancton ne peut trouver refuge des prédateurs vertébrés en particulier que dans l'hypolimnion plus obscur (Zaret & Suffern, 1976). Cette hypothèse suppose donc la descente des plus vulnérables (plus grands et plus pigmentés) à l'aube et leur remontée au crépuscule dans les strates plus nutritives. Au Tanganyika, l'amplitude des variations de la migration dépend largement de l'abondance et de l'activité des poissons. Cette réponse de fuite devant le prédateur suggère l'intervention d'un signal chimique émit par le prédateur. Cet effet a été observé en laboratoire sur sept espèces de daphnies en présence de prédateurs variés (Dodson, 1988).

c) Causes biologiques

La disparition, d'une espèce dans le zooplancton n'est possible que si cette espèce se reproduit moins rapidement et en moins grand nombre qu'elle n'est ingérée par les prédateurs. Les formes prolifiques, ou à cycle court, auront donc davantage de chances de se maintenir que celles qui ont un développement lent, compliqué (métamorphoses) et pondent ou se reproduisent parcimonieusement. Lorsque le temps de séjour de l'eau s'allonge (320 à 730 ans pour le Tanganyika (Pourriot & Meybeck, 1995)), les copépodes ont la possibilité de se développer à leur tour. Les rotifères cependant, dont le cycle de vie est le plus bref, sont la plupart du temps les organismes qui dominent les cours d'eau. Quand les conditions sont favorables, un copépode pond deux sacs ovigères contenant 10 à 20 oeufs tous les 3 à 5 jours pendant un mois (Pacaud, 1939).

Une espèce pourra proliférer rapidement si les conditions sont favorables et si la prédation est moins importante que le taux de reproduction. Celui-ci, par le jeu des formes de durée (kystes, stades de repos, hibernacles, etc.) pourra être momentanément faible et permettre cependant l'apparition massive d'une espèce. C'est le cas lorsque les stades de repos

de copépodes (5e stade copépodite notamment) se mettent à reprendre une activité qui les conduit très vite au stade adulte reproducteur.

d) Causes écologiques et physiques

De très nombreuses démonstrations que l'on trouve dans la littérature contemporaine des migrations de zooplancton au sein d'une masse d'eau ne tiennent que rarement compte des changements continus de qualités physiques des eaux, en un point et à une profondeur donnés, et des facteurs externes qui viennent sans arrêt modifier les conditions de vie ou déplacer les masses d'eau.

Nous avons vu le caractère périodiquement instable de la stratification par suite de l'influence des vents (les alizées suivi d'upwelling' au Tanganyika). Les masses zooplanctoniques, qui suivent les masses d'eau, peuvent migrer avec elles. La multiplication des observations sera dans ce cas le seul moyen d'éviter des erreurs d'interprétation. Cependant, il faut remarquer que les mouvements propres de certaines espèces de zooplancton sont parfois suffisants pour lutter efficacement contre ce facteur de répartition. En effet, la vitesse propre de la plupart du zooplancton est souvent du même ordre de grandeur que la vitesse des courants.

Le rôle de la lumière semble fondé, en tant que signal déclenchant, orientant et contrôlant parfois la vitesse et l'amplitude des migrations verticales (Siebeck, 1978).

A l'aube, le signal déclenchant la migration vers le bas est, pour de nombreuses espèces, l'augmentation de l'intensité de l'éclairement. Leur orientation est contrôlée par la lumière ou la gravité, selon que leur comportement répond à un enfoncement passif ou à une phototaxie négative.

Au crépuscule, la migration est initiée par la diminution d'intensité lumineuse et l'ascension résulte de la réaction à la lumière ou à la gravité et d'un accroissement d'activité. Celle-ci dépend aussi de la température, qui agit en renforçant l'effet des variations d'intensité lumineuse mais qui peut aussi limiter l'amplitude des migrations.

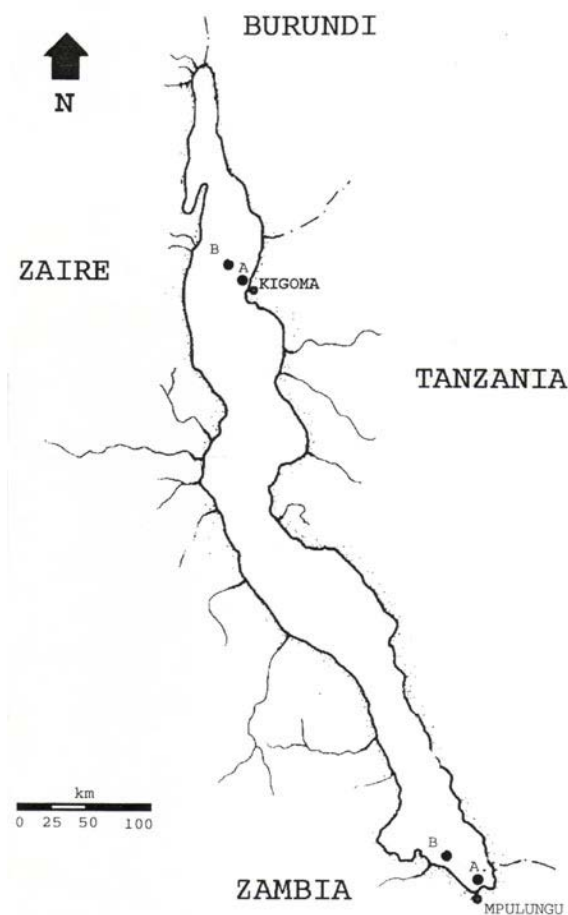
2. Matériel et Méthodes

2.1. Etude sur le terrain

2.1.1. Localisation et description des sites

Les échantillonnages et les mesures physico-chimiques ont été réalisées dans deux stations équipées pour la recherche en limnologie (Kigoma en Tanzanie et Mpulungu en Zambie), en collaboration avec des chercheurs locaux.

Les sites d'échantillonnage sont respectivement :



1. pour l'échantillonnage régulier, les sites A:

- à S 04°51'00 E 29°35'00 (environ 5 km de la côte) pour Kigoma,
- et S 08°43'98 E 30°02'43 (environ 8 km de la côte) à Mpulungu et,

2. pour l'échantillonnage intensif, les sites B:

- à S 04°51'90 E 29°35'50 pour Kigoma,
- et S 08°34'45 E 30°50'10 à Mpulungu.

Figure 2.1.: Carte de localisation des sites d'échantillonnages réguliers (A) et intensifs (B).

2.1.1.1. Station de Kigoma

La Tanzanie est occupée par un vaste plateau central, dont l'altitude moyenne est de 1200 m. Il est parcouru par de nombreux cours d'eau qui se jettent dans les lacs du rift occidental (Malawi, Tanganyika). Le climat tropical d'alizés est nuancé : les îles (Zanzibar et Pemba), la côte et les montagnes du nord sont bien arrosées, alors qu'à l'intérieur sévit une saison sèche beaucoup plus longue.

Kigoma, la ville la plus importante de Tanzanie sur le lac Tanganyika, est un lieu de passage vers Bujumbura, au Burundi, et Mpulungu, en Zambie. C'est le port le plus important

du lac Tanganyika en Tanzanie. Nos échantillonnages y ont été menés à bien à partir du bateau 'Echo'.

Le bassin de Kigoma s'étend de la presque île d'Ubwari jusqu'à Kungwe. Son fond est régulier et plat atteignant 1310 m dans la fosse Baron Dhanis.

2.1.1.2. Station de Mpulungu

Mpulungu est situé à l'extrême sud du lac Tanganyika, en Zambie. La Zambie est un haut plateau, d'altitude moyenne de 900 à 1500 m, coupé par les vallées du Zambèze, du Luangwa et du Kafué. Au climat tropical humide correspond une végétation de savane arborée et de forêt claire.

Le bassin de Mpulungu est le bassin le plus profond. La fosse Alexandre Delcommune atteint 1435 m. Le fond du lac s'y relève régulièrement en allant vers le sud. Nous retrouvons dans le bassin de nombreuses vallées sous-lacustres qui sont des prolongements des rivières actuelles. Les échantillonnages y ont été pratiqués à partir du bateau 'Silver Shoal'.

2.1.1.3. Périodicité des campagnes

Dans le cadre du programme Climlake diverses études sont entreprises au cours de la période 2000-2004.

Des chercheurs locaux de deux laboratoires, TAFIRI à Kigoma et DRSS à Mpulungu, ont effectué des échantillonnages réguliers (deux fois par mois) dans les zones pélagiques depuis janvier 2002 jusqu'en fin février 2003, fin de la période considérée dans la présente étude, dans les deux stations (Kigoma et Mpulungu) afin de réaliser des analyses quantitatives et qualitatives du zooplancton. Ces campagnes bihebdomadaires prévues par l'équipe Climlake ont été réalisées conjointement à la campagne de février qui sert à l'échantillonnage intensif.

L'étude des migrations verticales, est basée sur la campagne de février sur le lac Tanganyika, et a été réalisée à Kigoma et Mpulungu pendant la saison des pluies (février 2003). Cet échantillonnage intensif a été effectué une fois dans chaque station pendant un cycle de 24 heures.

2.1.2. Mesure des caractéristiques physico-chimiques

Chaque laboratoire est équipée d'une station météorologique 'DAVIS' qui permet des observations et les enregistrements à l'aide du 'MonitorII DAVIS' de :

- la température de l'air [°C],
- l'humidité [%],
- la direction et la vitesse du vent [° et m/s],
- la pression barométrique [millibars],
- le rayonnement solaire [Watt/m²].

Grâce aux mesures réalisées par les équipes locales ‘Seabird CTD 19’ nous disposons des mesures bihebdomadaires de :

- la température de l’eau [°C] (0 to 100 m),
- l’oxygène dissous [mg/l] (0 to 100 m),
- la conductivité [μS/cm] (0 to 100 m),
- le pH (0 to 100 m).

A l’aide d’une cellule LICCOR, on mesure :

- le coefficient d’extinction (0 to 40 m, Kigoma).

Le disque de Secchi est utilisé pour mesurer :

- la transparence [m] (Secchi disque).

- *Température de l’eau :*

La température de l’eau a été mesurée sur le terrain, toutes les deux semaines, à l’aide de sondes multiparamétrées et une bouée munie d’un câble avec des thermistors aux positions suivantes :

- Mpulungu : 08°30.206 ’’ S, 30°53.978 ’’ E,
- Kigoma : 04°59.046 ’’ S, 29°37.421 ’’ E.

Onze thermistors sont fixés dans chaque site aux profondeurs suivantes :

- Mpulungu : 0, 20, 40, 50, 60, 80, 100, 150, 200, 250, 300 (m),
- Kigoma : 0, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 100, 150, 200 (m).

Les thermistors enregistrent la température de l’eau toutes les 30 minutes. Tous les six mois les données sont déchargées à l’aide du programme ‘BOXCAR PRO’.

2.2. Suivi de l’évolution spatiale et temporelle du zooplancton

Notre travail est axé sur :

- l’abondance et la diversité de la communauté pélagique du zooplancton pour l’année 2002 et,
- les répartitions verticales de la communauté pélagique du zooplancton pour le mois de février 2003.

Nous essayons d’épingler dans la mesure du possible les interactions dynamiques et écologiques entre les stades trophiques, les différences entre les communautés pélagiques de zooplancton à Kigoma et à Mpulungu et les variations saisonnières dans l’abondance.

2.2.1. Prélèvements et conditionnement

Les dispositifs utilisés de manière générale pour l'échantillonnage du zooplancton sont : des pompes, des bouteilles, des trappes, et des filets (De Bernardi, 1984).

Parmi les dispositifs disponibles on a opté pour l'utilisation de filets de vide de maille 100 μm dans le cadre des échantillonnages réguliers, et de filets fermant et de bouteilles de type 'Van Dorn', d'un volume utile de 7.3 l, pour les échantillonnages intensifs. Le contenu des bouteilles était déversé dans une colonne de faible diamètre à éléments en PVC assemblés, munie d'un filtre de 63 μm et surmontée par un entonnoir. L'ensemble du système de filtration était placé dans un récipient qui permettait la collecte de l'eau filtrée dont une partie était récupérée pour le rinçage des filtres.

Nous avons très vite constaté que l'efficacité de la bouteille était limitée de par son volume faible, et donc la nécessité de faire des prises répétées avec des collectes et des filtrations séparées. La perte d'efficacité des bouteilles pour la capture de zooplancton est attribuable autant à leur faible volume, qu'à leur détectabilité par les copépodes. Le contenu des bouteilles n'était pas suffisant pour obtenir une estimation correcte de la densité des différents groupes. Les filets, au contraire, permettent des filtrations de grands volumes et sont plus maniables.

L'échantillonnage intensif a été effectué une fois dans chaque station pendant un cycle de 24 heures. Quatre séries d'échantillons ont été collectés, débutant à 12 heures pour se terminer le lendemain matin à 6 heures (GMT +3) à Kigoma. A Mpulungu, le cycle débutant à 6 heures et se terminant à 24 heures (GMT +2) (Kurki (1993), Vuorinen (1993) et Vuorinen et Kurki (1994)). Il a consisté en un trait vertical par transect de 20 où l'eau ne pouvait s'écouler qu'au travers le filet avec une ouverture de 50 cm ayant des mailles de 150 μm , concentrant le plancton alors même que le filet est remontée à une vitesse de ± 0.5 m/s.

L'échantillonnage régulier (deux fois par mois) dans les zones pélagiques a été réalisé depuis janvier 2002 jusqu'à fin février 2003 à chaque fois à 9h. Au cours de cette étude, deux calibres de mailles différents (100 et 150 μm) ont été utilisés.

Cet échantillonnage a consisté en un trait vertical à partir de 100 m de profondeur jusqu'à la surface à une vitesse de ± 0.5 m/s, en utilisant un filet planctonique avec une ouverture de 24 cm et des mailles de 100 μm .

En parallèle, nous avons effectué un échantillonnage pendant la campagne de février 2003 avec un filet à plancton d'une ouverture de 50 cm ayant des mailles de 150 μm , à partir de 100 m de profondeur jusqu'à la surface à une vitesse de ± 0.5 m/s.

Le seston retenu sur les filets fût remis en suspension dans quelques ml d'eau du lac filtrée, conservé dans des flacons PVC à goulot large, d'une capacité de 250 ml, et fixé au formaldéhyde 4%. L'utilisation du formol est bien adapté à la fixation des grandes formes de zooplancton et des rotifères pourvus d'une lorica, mais fort dommageable pour les formes dépourvues de ce type de protection (Viroux, 2000).

2.2.2. Conditionnement final en laboratoire

Les échantillons ont été décantés dans une burette graduée en PVC d'un diamètre intérieur de 4 cm, et d'une capacité de 250 ml. Le surnageant excédentaire était éliminé par siphonage à l'aide d'une pipette, après 48h de repos. Une quantité équivalente d'eau du lac

formolée avec une quantité adaptée de formol 4 %, était additionnée. L'utilisation de formol dilué dans de l'eau du lac se justifie dans le but d'éviter la baisse du pH résultant de l'addition de formol pur et pouvant occasionner la dégradation du matériel conservé (Steedman, 1976).

Les échantillons, de volumes finaux ajustés de 100 ml, étaient alors resuspendus et conditionnés dans des flacons PVC à goulot large, d'une capacité de 250 ml.

2.2.3. Analyse qualitative et quantitative des échantillons

2.2.3.1. Comptages

L'examen des échantillons est effectué au microscope, ce qui reste le moyen le plus répandu et le plus rapide d'observation et d'énumération des microorganismes. L'ensemble des comptages a été effectué avec un microscope inversé de modèle LEICA DMIL, supportant un grossissement maximal de 400x.

Afin de mener à bien l'énumération des organismes les plus abondants, une procédure systématique de sous-échantillonnage a dû être élaborée. Elle consiste à homogénéiser l'échantillon en décrivant dans tous les plans de larges mouvements en '8' (Viroux, 2000). Le sous-échantillon est rapidement prélevé au moyen d'une pipette à embout élargi. Chaque échantillon a fait l'objet d'une énumération pratiquée sur 3 sous-échantillons obtenus de cette manière.

Nous avons veillé à prélever des sous-échantillons de volume adéquat contenant au moins 100 individus des espèces dominantes. Quand l'échantillonnage ne dépassait pas 100 individus, les espèces de l'échantillon étaient comptées entièrement. Les données ont été groupées en stades nauplii, copépodites et adultes. Pour les méduses (*Limnocyclus turgidus*) généralement peu représentées, un comptage intégral de l'échantillon a été pratiqué séparément, sous loupe binoculaire.

Les individus ont été identifiés jusqu'à l'espèce en se basant essentiellement sur la clé de Kurki (1993). On observe:

- *Microcyclops cunningtoni* (Sars),
- *Tropocyclops tenellus* (Sars),
- *Mesocyclops aequatorialis aequatorialis* (Kiefer),
- *Tropodaptomus simplex* (Sars).

2.2.3.2. Biomasse

Pour les calculs de biomasse à poids sec nous avons utilisé les valeurs suivantes.

Valeurs de poids sec :

	Adulte	Copepodite	Nauplie
Calanoïde	4.5 µg	2.6 µg	0.4 µg
Cyclopoïde	4.0 µg	1.5 µg	0.3 µg

Les valeurs de poids sec des copépodes sont celles données par Bottrell *et al.* (1971). Les données nécessaires pour une différenciation des espèces de cyclopoïdes n'existent pas dans la littérature. Les cyclopoïdes ont été regroupés afin de calculer les biomasse de la communauté zooplanctonique.

2.3. Analyse des échantillons d'eau en laboratoire

Les principaux nutriments sont : l'azote, le phosphore et la silice. Dans l'eau, les nutriments peuvent être présent sous forme particulaire ou dissoute. L'azote inorganique dissous dans l'eau se retrouve sous la forme d'ammoniaque, de nitrites et de nitrates. Les orthophosphates (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-) constituent les principaux représentant du phosphore inorganique dissous (Soluble Reactive Phosphate). La silice "réactive" présente dans les eaux naturelles concerne les formes dissoutes (monomères ou polymères d'acide orthosilicique H_4SiO_4).

La silice provient essentiellement de la dissolution des roches. La principale source de silice est l'eau des rivières. L'azote et le phosphore ont deux origines majeures au Tanganyika : l'apport des eaux profondes par diffusion et mélange vertical et les processus de recyclage dans la colonne d'eau. De plus, Hecky (in Coulter, 1991) a émis l'hypothèse d'une fixation significative d'azote moléculaire par des cyanobactéries.

La plupart du temps les nutriments sont présent à de très faibles quantités dans les lacs. Il est généralement admis que dans les lacs tropicaux, comme le Tanganyika, où la quantité de lumière et la température sont élevées, permettant une photosynthèse importante, ce sont majoritairement les nutriments qui constituent les facteurs limitants de la croissance algale.

Les échantillonnages pour les dosages de nutriments ont lieu deux fois par mois en collaboration avec deux laboratoires locaux : TAFIRI à Kigoma et DRSS à Mpulungu à l'aide de bouteilles 'Van Dorn'.

Les dosages effectués en laboratoire sont celles pour:

- SiO_2	(mg Si/l)	(0,20,40,60,80 et 100m)
- TP	(mg P/l)	(0,20,40,60,80 et 100m)
- SRP	(mg P/l)	(0,20,40,60,80 et 100m)
- NH_4^+	(mg N/l)	(0,20,40,60,80 et 100m)
- NO_3^-	(mg N/l)	(0,20,40,60,80 et 100m)
- NO_2^-	(mg N/l)	(0,20,40,60,80 et 100m)
- Alcalinité	(in mg/l CaCO_3)	(0,20 et 40 m mélangés)
- Chl a	($\mu\text{g/l}$)	(0,20,40,60,80 et 100m)

Tous les dosages en nutriments ont été réalisés en spectrophotométrie d'absorption moléculaire. Les colorations spécifiques ont été effectuées à l'aide de kits 'Macherey-Nagel' ou de réactifs préparés par notre laboratoire. Plus la concentration en nutriments est élevée, plus l'intensité de la coloration sera importante.

Quand le spectrophotomètre est mis au point à la bonne longueur d'onde, il mesure la quantité de lumière absorbée par l'échantillon coloré, qui est proportionnel à la concentration

en nutriments. La mesure est exprimé comme une valeur d'absorbance (densité optique), ou comme une transmittance (quantité de lumière non absorbée par l'échantillon).

- *Azote:*

Ammoniaque:

L'ammoniaque (NH_4^+) réagit avec les ions hypochlorites, issus de l'hydrolyse alcaline du dichloroisocyanurate et avec le salicylate de sodium à un pH de 12.6 en présence du nitroprussiate de sodium, qui agit comme catalyseur, pour former un composé coloré. La coloration est bleue mais apparaît verte, interférence due à la couleur jaune du réactif. L'absorbance mesurée à 655 nm par spectrophotométrie est mise en relation avec la concentration en ammoniaque.

Nitrites:

La diazotation de l'acide sulfanilique et la présence de l' α -naphtylamine donne un complexe rouge-rose dont l'absorbance se lit à 520 nm.

Nitrates:

Les nitrates sont convertis en nitrites à l'aide de cadmium, puis l'échantillon réduit est dosé par la méthode à l' α -naphtylamine, ce qui donne la somme $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$.

- *Orthophosphates (SRP):*

En milieu acide et en présence de molybdate d'ammonium, les orthophosphates donnent un complexe phosphomolybdique qui, réduit par l'acide ascorbique, développe une coloration bleue dont l'absorbance est mesurée à 882 nm.

- *Phosphore total*

Les échantillons d'eau non filtré sont autoclavés pendant 30 min à 120°C, après addition de persulfate de potassium, afin de convertir le phosphore en orthophosphates, qui sont ensuite dosés comme décrit ci-dessous.

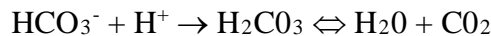
- *Silice:*

A pH acide, les ions siliciques forment un complexe jaune avec les ions molybdates; ceux-ci sont ensuite réduits par du chlorure d'étain en un complexe bleu afin d'augmenter la sensibilité. L'absorbance peut-être lue au spectromètre à 690 nm.

- *L'alcalinité :*

Comme beaucoup d'eau de surface, les eaux du lac Tanganyika sont très minéralisées et alcalines. L'alcalinité des eaux douces est surtout liées aux bicarbonates (et carbonates dans une moindre mesure).

En présence d'un acide, les bicarbonates réagissent comme suit :



L'alcalinité est donc la quantité d'acide à ajouter à une eau pour neutraliser les bicarbonates (et les carbonates s'ils sont présents). La concentration en bicarbonates et carbonates est déterminée par titrage à l'aide d'acide dilué (HCl 0.1 N), déplaçant l'équilibre vers la droite. La fin de la réaction se situe à pH4.

L'alcalinité est exprimée en mg/l CaCO_3 ou en méq/l.

- *Chlorophylle a* :

Les concentrations en phytoplancton peuvent être déterminées à l'aide des quantités de pigments contenu dans les cellules algales. La chlorophylle a, présente chez toutes les algues, est utilisée pour l'évaluation de la biomasse phytoplanctonique.

Le phytoplancton présent dans l'eau est retenu sur des filtres GF5 (Macherey-Nagel) d'un diamètre de 47 mm qui sont ensuite transférés dans un volume connu de solvant (acétone, méthanol ou éthanol). Le solvant extrait les pigments des algues et l'extraction est facilitée par deux sonications de 15 minutes séparées par une nuit à 4°C. Toutes les manipulations sont réalisées à l'obscurité et au froid. La concentration en pigments dans l'extrait est ensuite mesurée par mesure photométrique. La quantité de chlorophylle a peut être déterminée par fluorescence, à l'aide d'un fluorimètre calibré à partir d'un standard solide.

Les mesures fluorométriques sont basées sur le principe de l'absorbance de la lumière bleue par la chlorophylle, gagnant ainsi de l'énergie et atteignant un état excité. En retournant à son état initial la chlorophylle émet une lumière rouge. La quantité de lumière rouge, mesuré avec un fluorimètre, nous informe sur la concentration en chlorophylle. Nous pouvons l'utiliser pour des mesures en continu et pour établir des cartographies de concentration en chl. à grande échelle.

L'HPLC permet l'identification et le dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes, ainsi que de leurs formes dégradées. C'est une technique délicate, mais très spécifique et très sensible. Le chromatogramme reflète la composition phytoplanctonique, grâce aux pigments caractéristiques des différents groupes d'algues.

Il s'agit d'une extraction des pigments, en utilisant comme unique solvant l'acétone 90 % et deux sonications de 15 minutes. Les différents pigments sont alors séparés en HPLC (High Pressure Liquid Chromatography), technique qui discrimine les différentes molécules selon leur propriétés physico-chimiques. Les pigments élués sont détectés en absorbance à 436 nm et en fluorescence (pour la détection des pigments chlorophylliens et de leurs dérivés).

L'ensemble des protocoles concernant les dosages effectués en laboratoire se retrouvent dans le 'Field and Laboratory Manual' de Climlake, joint en annexe.

3. Résultats et Discussion

3.1. Caractérisation de l'environnement abiotique

3.1.1. Les variations climatiques

3.1.1.1. Température de l'air

Dans les régions tropicales, les écarts saisonniers de température sont faibles voir inexistant. Les variations de la température de l'air à Kigoma sont présentées à la figure 3.1. Les températures maximales sont enregistrées pendant les mois de septembre et octobre. Kigoma jouit d'une température moyenne de 24.5°C pour l'année 2002.

Les températures maximales à Mpulungu sont enregistrées au mois de novembre, comme en témoigne la figure 3.1. La température moyenne annuelle de 2002 est de 24.2°C.

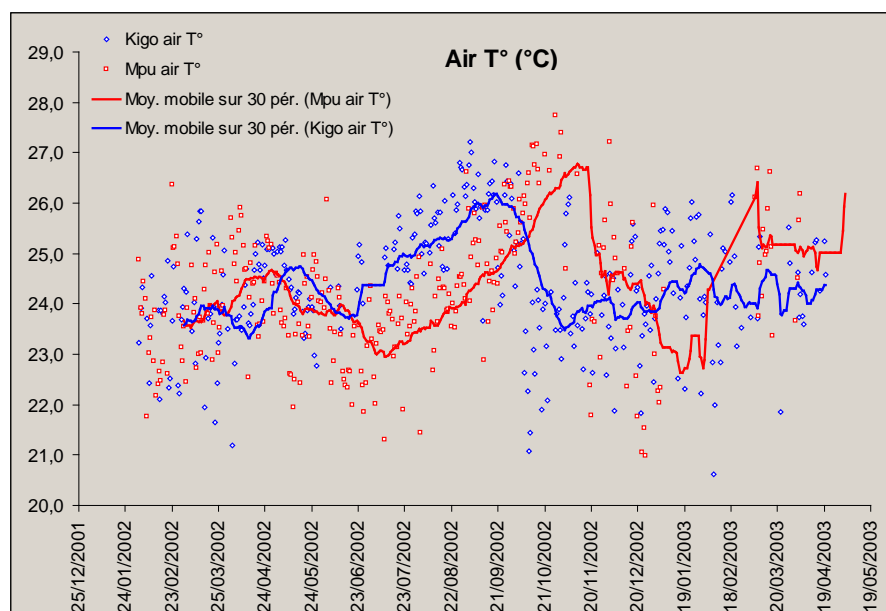


Figure 3.1. : Température de l'air à Kigoma (Tanzanie) et à Mpulungu (Zambie) (d'après Climlake).

3.1.1.2. Les vents

L'énergie cinétique fournie par les vents entraîne, via des phénomènes hydrodynamiques à différentes échelles spatiales, une redistribution partielle et irrégulière des substance dissoutes.

Le régime des vents au Tanganyika est divisé en deux phases :

- les Alizés de sud-est qui soufflent sur le lac d'avril-mai à septembre,
- les vents du nord qui soufflent de septembre à avril-mai.

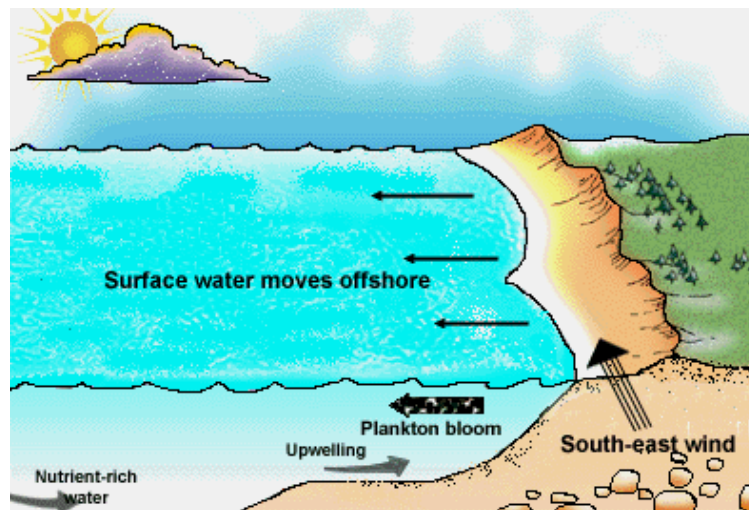


Figure 3.2. : Effets des alizées du sud-est, qui vont provoquer une remontée d'eau profonde (upwelling) riche en nutriments (source : internet).

Les conditions météorologiques se traduisent généralement par des épisodes venteux de plusieurs jours. Le vent peut alors souffler avec une force considérable allant jusqu'à 44 km/h à Mpulungu en 2002.

L'eau dans toute la couche supérieure du lac est déplacée par le vent dans sa direction et finira par s'écraser contre le rivage. Il en résulte une élévation de la surface de l'eau qui peut atteindre plusieurs millimètres. Ce mouvement est équilibré par un courant de retour compensatoire dans les couches profondes. Il s'établit ainsi une circulation complète. Dans ce système de circulation deux zones sont à déterminer :

- le mouvement descendant ('downwelling') qui apporte de l'eau de la surface, riche en oxygène, aux couches profondes et,
- le mouvement ascendant ('upwelling') qui permet aux eaux riches en nutriments d'atteindre les couches supérieures et de stimuler par la même les activités biologiques.

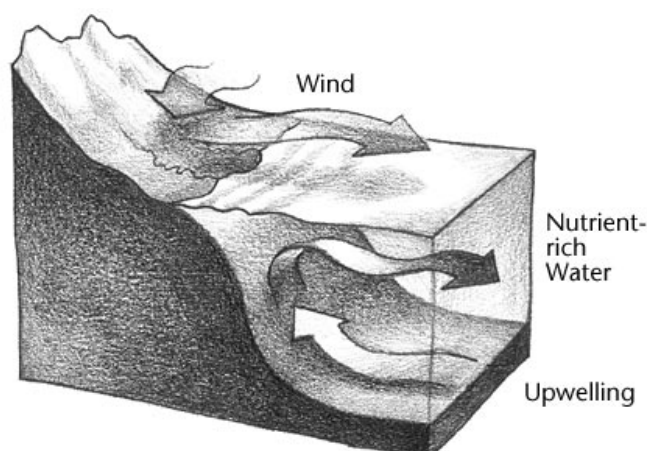


Figure 3.3. : Les 'upwelling' (source : internet).

Pendant la saison des pluies il y a des orages locaux. Pendant un orage les vents sont souvent violents faisant subir au lac un forçage brusque et court.

La force et la direction des vents locaux ne restent constantes que pendant un temps limité. Les vents entre le lac et les terres environnantes sont l'effet de la différence de températures entre le lac et les terres environnantes, due à la différence entre la capacité de l'eau et du sol d'absorber la chaleur. Ce phénomène change d'orientation entre le jour et la nuit : pendant la journée (vers 10h) une brise souffle du lac vers la terre, suivie d'un vent de la terre vers le lac pendant la nuit (brises de terres et brises de mer)..

3.1.1.3. Le rayonnement solaire

Le rayonnement solaire arrivant à la surface a une importance fondamentale pour la dynamique de l'écosystème du lac (Pourriot & Meybeck, 1995). L'énergie radiative génère périodiquement et entretient une stratification thermique, un gradient de densité et un gradient de la lumière. L'absorption d'énergie solaire a une influence sur la structure thermique, la stratification et les systèmes de circulation du lac. Ceux-ci ont des effets sur le cycle des nutriments, la distribution des gaz dissous et l'adaptation du comportement des organismes.

Sur une base annuelle, en région tropicale, le rayonnement solaire est beaucoup plus important que celui des lacs des régions tempérés. Les variations saisonnières sont quasi inexistantes, hormis une augmentation sensible du rayonnement à Mpulungu pour les mois d'octobre, novembre et décembre inexistantes. Des valeurs journalières de près de 1000 W/m² ont été mesurées à Mpulungu pendant le mois de novembre 2002. Néanmoins les données CLIMLAKE pour 2002 montrent des variations journalières beaucoup plus importantes en saisons des pluies et plus stable en saison sèche.

3.1.2. La physico-chimie

3.1.2.1. La température de l'eau

Quelle que soit la taille des plans d'eau, l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement physique et chimique résultera principalement des interactions entre réchauffement solaire et brassage par le vent (Pourriot & Meybeck, 1995).

La chaleur spécifique de l'eau est parmi les plus élevées. Les variations thermiques de l'eau sont en conséquence faibles, ce qui rend les milieux lacustres relativement stables. L'eau est visqueuse. Sa viscosité décroît fortement avec l'augmentation de la température. A 25°C la valeur n'est plus que la moitié de ce qu'elle était à 0°C. Nous considérons la viscosité comme une force que en présence d'un mouvement, par exemple un organisme circulant dans l'eau.

Dans la colonne d'eau superficielle du lac Tanganyika il existe trois strates bien différenciées : l'épilimnion, le métalimnion (thermocline) et l'hypolimnion. Le thermocline est bien visible dans le nord, alors qu'au sud il apparaît de façon moins nette. En pleine saison des pluies (janvier-février), une stabilité manifeste de la thermocline a été observée. Malgré le vent du nord qui domine durant cette saison de pluies, il existe, vers 40 à 60 m à Kigoma, et

de 20 à 30 m à Mpulungu, une thermocline bien établie et qui persiste jusqu'au début des vents forts du sud (mai). Nous constatons un phénomène de remontée des eaux profondes froides, à partir du mois de mai au mois d'octobre à Mpulungu due à l'upwelling. Il y a mélange plus profond mais pas d'upwelling à Kigoma à partir du mois de juillet au mois de décembre.

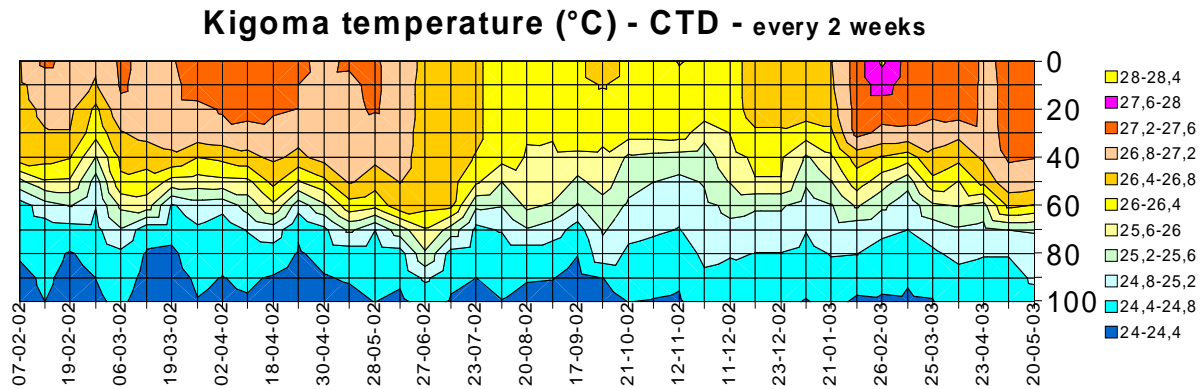


Figure 3.4. : Température de l'eau à Kigoma, Tanzanie (données Climlake, 2002).

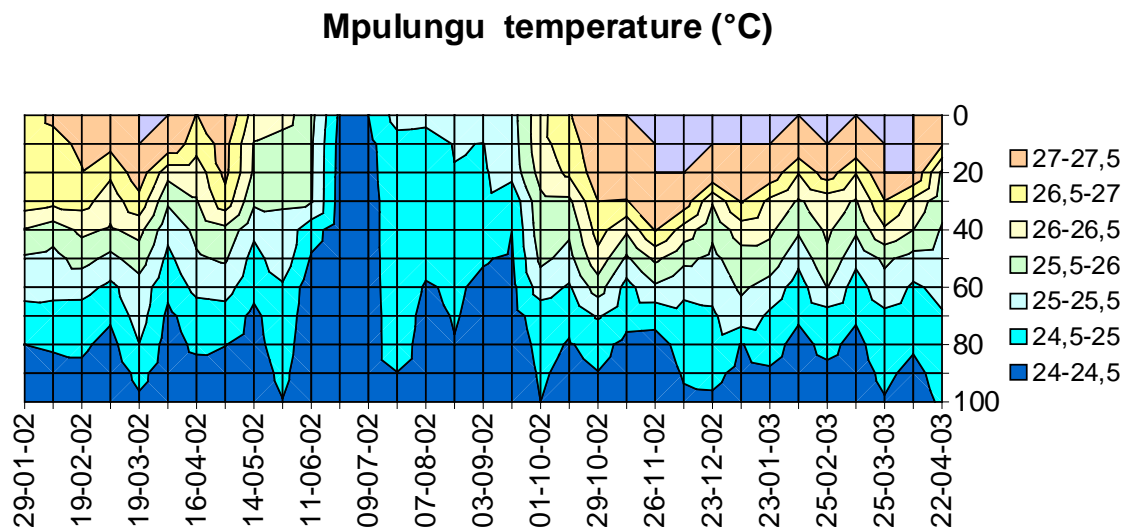


Figure 3.5. : Température de l'eau à Mpulungu, Zambie (données Climlake 2002).

La température de l'eau a une action déterminante sur la dynamique du zooplancton. La température est un des principaux facteurs qui initie et termine la phase de diapause chez les copépodes. Chez les cyclopoides la température influence la longévité des cohortes et le début de la reproduction (Elgmork, 1985).

Notons que dans le Tanganyika le zooplancton effectue une migration journalière et, comme dans les océans, traverse la thermocline qui n'est donc pas une barrière biologique.

3.1.2.2. La transparence

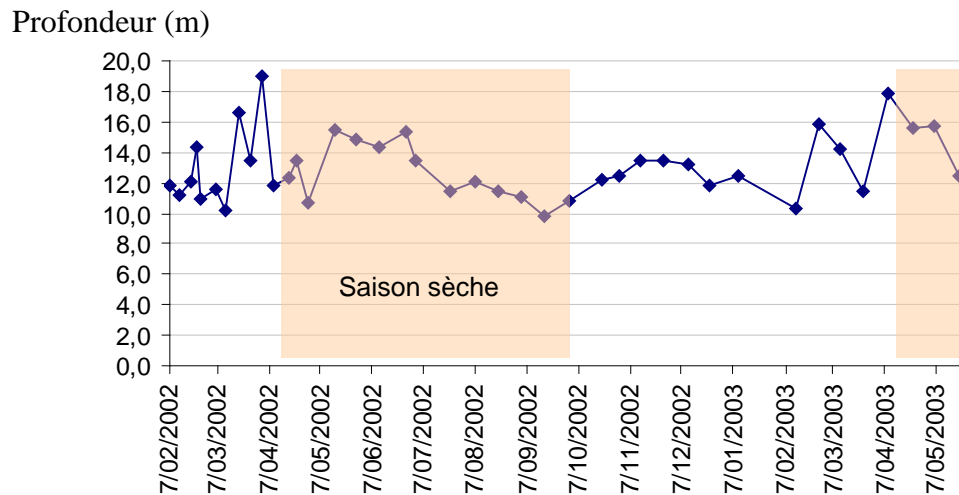


Figure 3.6. : Transparence au disque de Secchi à Kigoma, Tanzanie (d'après Climlake, 2002).

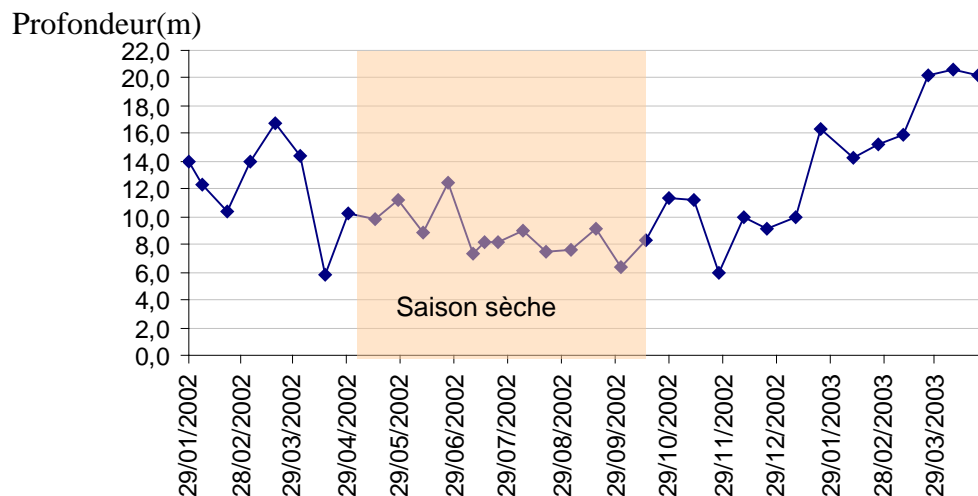


Figure 3.7. : Transparence au disque de Secchi à Mpulungu, Zambie (d'après Climlake, 2002).

On se réfère aux mesures effectuées avec le disque de Secchi. La limite entre la zone euphotique et la zone aphotique varie considérablement. Cette variation est due à des variations de productivité biologique et des matières en suspension.

La transparence est en moyenne plus importante pendant la saison des pluies dans les deux stations. Il y a une diminution progressive tout au long de la saison sèche dans les deux stations, suivie par une augmentation progressive pendant la saison des pluies, atteignant des valeurs de plus de 20 m tel qu'observé pendant le mois de mars 2003 à Mpulungu.

3.1.2.3. L'oxygène dissous

Les eaux de surface sont riches en oxygène tandis que les eaux profondes s'appauvrissent progressivement en oxygène, consommé par la respiration et les phénomènes d'oxydo-réduction.. L'efficacité du mélange des masses d'eaux détermine l'importance des zones oxique et anoxique.

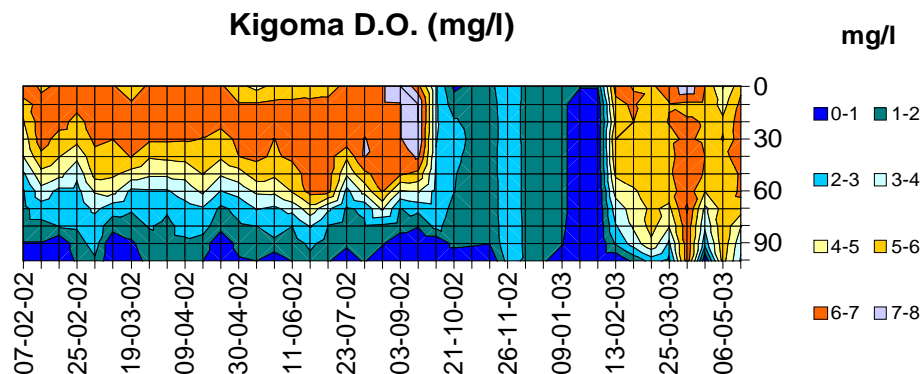


Figure 3.8. : L'oxygène dissous à Kigoma, Tanzanie (données Climlake, 2002).

Les résultats d'octobre 2002 à février 2003 à Kigoma, ne doivent pas être pris en considération. Il y a eu un dysfonctionnement de la sonde.

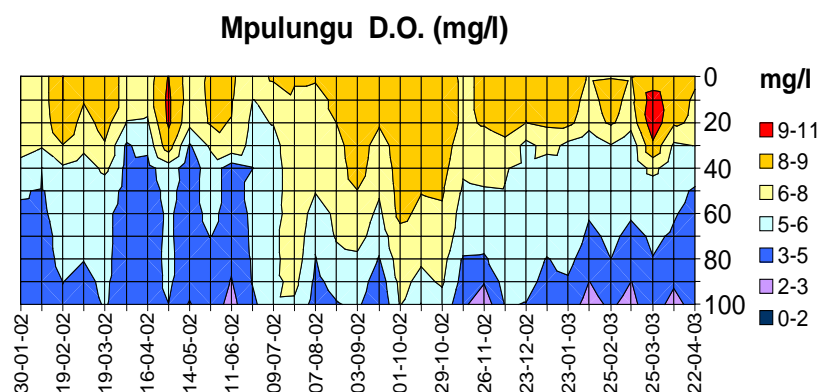


Figure 3.9. : L'oxygène dissous à Mpulungu, Zambie (données Climlake, 2002).

A Mpulungu, il y a un enrichissement en oxygène des eaux plus profondes du début septembre à fin octobre, suite au mélange plus profond en saison sèche.

Au mois d'avril, les vagues internes sont bien observées par l'apparition régulière d'eau moins oxygénées vers la surface dans chaque station et particulièrement à Mpulungu. On observe aussi une augmentation de la Chlorophylle a et de la production primaire alors que la colonne d'eau est stratifiée.

Les profils verticaux montrent qu'il existe un rapport étroit entre la concentration en oxygène dissous et stratification : la zone de mélange est bien oxygénée, alors qu'un gradient décroissant d'oxygène s'annonce dès la thermocline, au alentours de 40m de profondeur (cfr. exemple : fig. 3.10.).

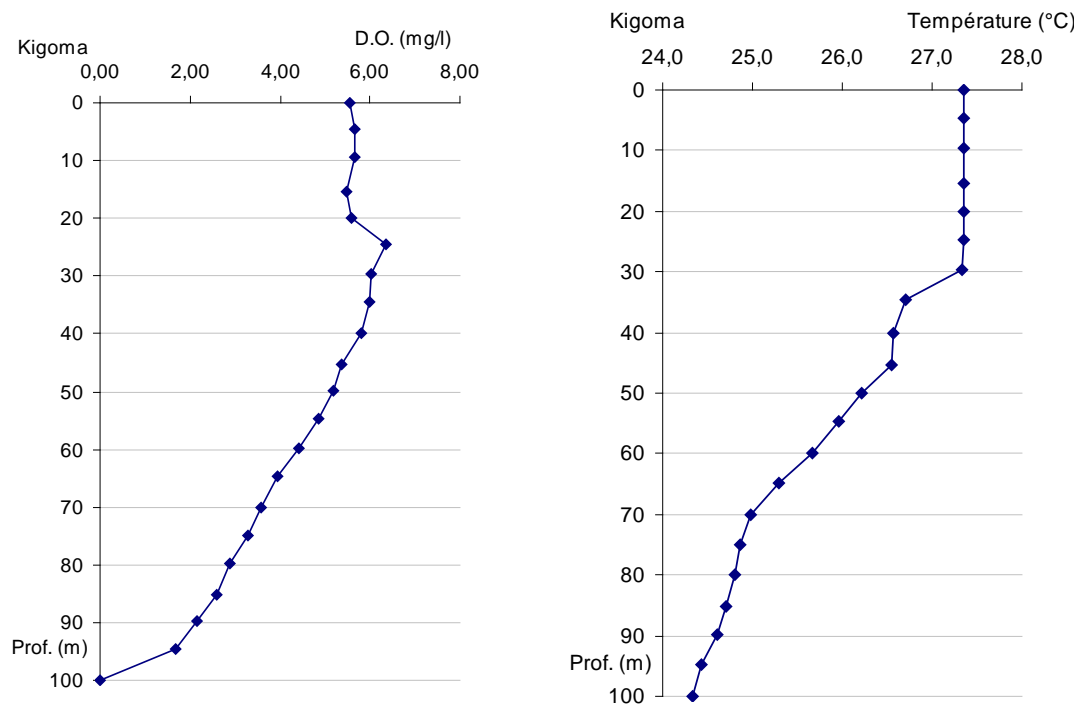


Figure 3.10. : Les profils verticaux de l'oxygène dissous et de la température à Kigoma (le 13 février 2003) (d'après Climlake).

3.2. Caractérisation de l'environnement biotique

3.2.1. Suivi de la communauté zooplanctonique

3.2.1.1. Composition de la communauté zooplanctonique pélagique

La communauté pélagique du zooplancton est dominée par les copépodes :

- les cyclopoïdes :
Mesocyclops aequatorialis aequatorialis, *Tropocyclops tenellus*, *Microcyclops cunningtonii* et,
- le calanoïde :
Tropodiaptomus simplex.

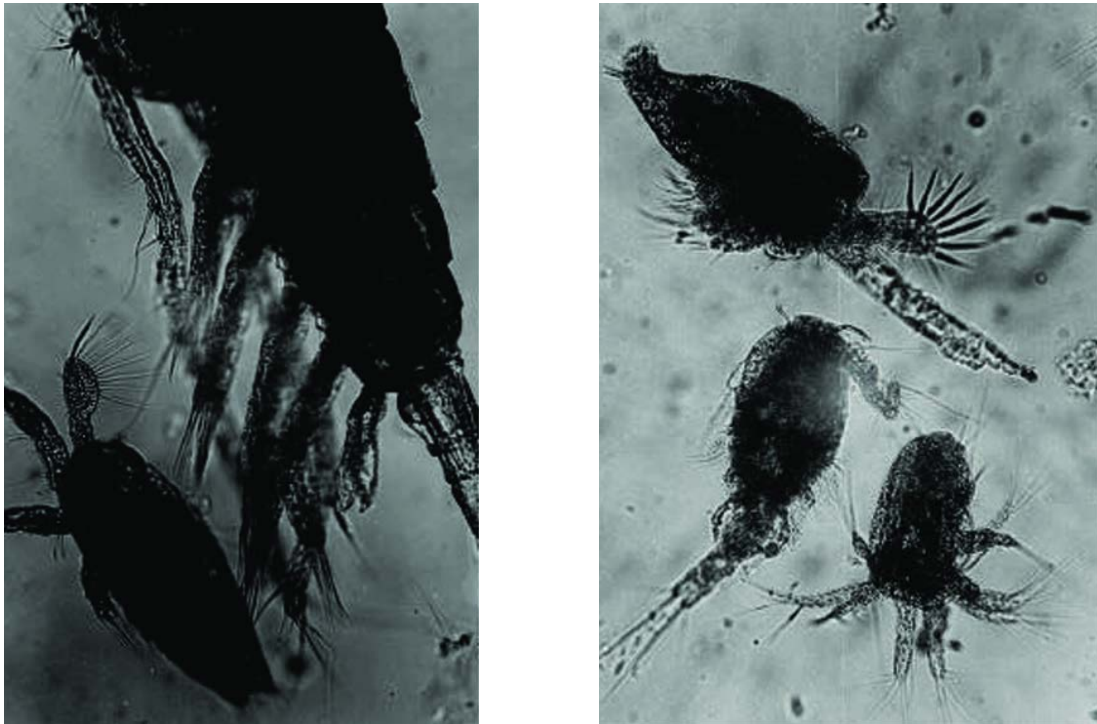


Figure 3.11. : *Tropodiaptomus simplex* femelle adulte (à gauche) et des nauplii (à droite) (d'après Vuorinen, 1993).

Les constituants mineurs dans le milieu pélagique sont les méduses (*Limnocyclus tanganyicae*), les crevettes (*Limnocyclus atydae*), les larves des poissons. Et quelques rares Rotifères.

Durant la période d'observation (février 2002-février 2003), la communauté zooplanctonique comptait en moyenne 69.9 % de cyclopoides (soit 8.9 % de nauplii, 10.8 % de copépodites et 50.6 % d'adultes) et 30.1 % de *T. simplex* (soit 5.0 % de nauplii, 7.7 % copépodites et 17.4 % d'adultes) à Kigoma.

La structure de la communauté zooplanctonique de Mpulungu diffère de celle de Kigoma. Les cyclopoides et *T. simplex* se partagent la dominance numérique au sein de la population zooplanctonique des eaux du sud du Tanganyika pour la période de janvier 2002 à février 2003. La population de *T. simplex* représente 48 % (soit 2 % de nauplii, 10 % de copépodites et 36.1 % d'adultes) et les cyclopoides représentent 52 % (soit 4.4 % de nauplii, 10.3 % de copépodites et 37.3 % d'adultes).

La méduse (*L. tanganyicae*) est capturée régulièrement durant toute la période d'étude avec une augmentation pendant les mois d'octobre à décembre 2002 dans les deux stations. Une grande concentration a été observée en décembre 2002 à Kigoma avec 81 individus par m³ et en novembre à Mpulungu avec une concentration de 69 individus par m³. Les crevettes (très rares durant la période d'étude), les larves de poissons et d'autres organismes non identifiés contribuent à la composition de la partie minoritaire des échantillons pélagiques.

Cependant il faut noter également qu'il y a des échantillons manquants pour le mois d'avril, mai, août et septembre.

3.2.1.2. Dynamique des calanoïdes

- Kigoma

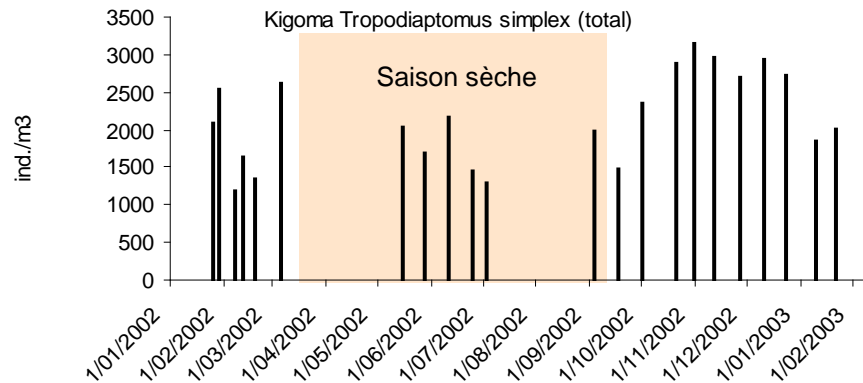


Figure 3.12. : Abondance des *Tropodiaptomus simplex* (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Kigoma, Tanzanie.

A la station de Kigoma, le nombre de nauplii montre un premier pic prononcé dans le courant du mois de juin. En moyenne les densités sont plus importantes en fin d'année.

La distribution des copépodites a montré un accroissement des abondances du mois d'août 2002 (385 individus/m³) et au mois de décembre avec un maxima de 1042 individus/m³. A la fin de la saison des pluies, une diminution d'individus en terme d'abondance est observée. L'abondance maximale est de 1223 individus/m³ pendant le mois de janvier 2003.

A travers toute la période d'observation les abondances maximales ont été trouvées aux mois d'octobre et de décembre 2002 (2103 individus/m³). Les abondances les moins importantes se situent durant la saison sèche (mai, juin, juillet).

- Mpulungu

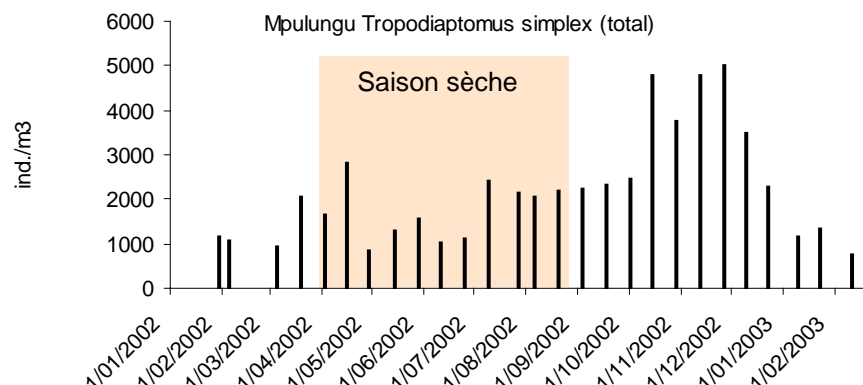


Figure 3.13. : Abondance des *Tropodiaptomus simplex* (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Mpulungu, Zambie.

Les copépodes *T. simplex* montrent un premier pic après les dernières pluies en avril 2002. En octobre-novembre un autre pic beaucoup plus important est observé à Mpulungu.

3.2.1.3. Dynamique des cyclopoïdes

- Kigoma

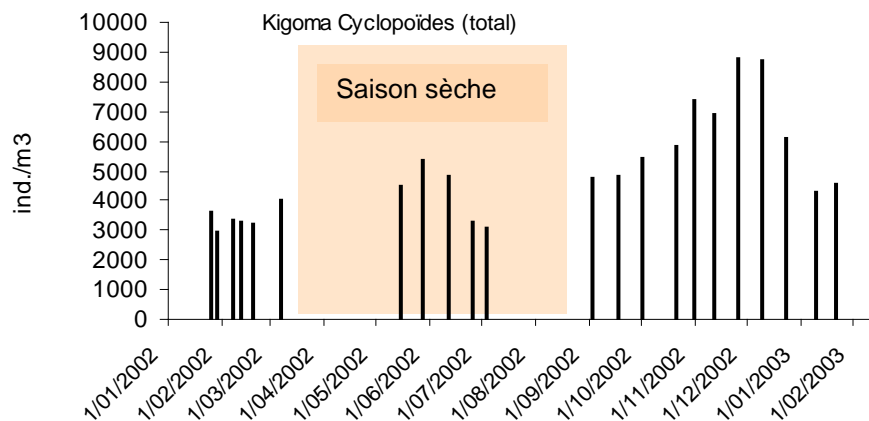


Figure 3.14. : Abondance des cyclopoïdes (février 2002-février 2003) dans le Tanganyika à Kigoma, Tanzanie.

Les nauplii atteignent un premier pic au mois de mai (soit 3384 individus/m³) au début de la saison sèche suivi par une décroissance jusque fin juin. Une seconde augmentation du nombre de nauplii a été observée au mois de novembre 2002 (1335 ind./m³).

Au début de l'année 2002 le nombre de copépodites cyclopoïdes reste stable jusque fin mai. Les densités maximales de copépodites sont observées au mois de novembre dépassant les 1400 ind./m³. Suivi par une diminution nette jusqu'à la fin de l'année.

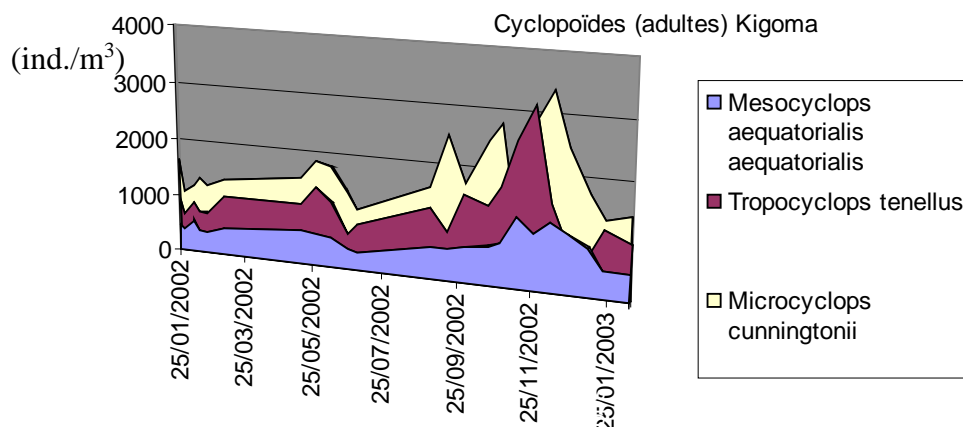


Figure 3.15. : Abondance des cyclopoïdes adultes (février 2002-février 2003) dans le Tanganyika à Kigoma, Tanzanie.

Deux pics caractérisent les fluctuations des abondances des adultes cyclopoïdes : le premier fin mai (3793 ind./m³) et le deuxième pendant les mois de novembre-décembre (presque 7000 ind./m³) avec une diminution importante à partir de fin décembre.

Parmi les cyclopoïdes adultes, l'abondance des *Tropocyclops tenellus* et surtout des *Microcyclops cunningtoni* domine celle des *Mesocyclops aequatorialis aequatorialis* avec des pics en fin d'année 2002 (octobre-décembre) atteignant respectivement 3373, 3091 et 1237 ind./m³.

- Mpulungu

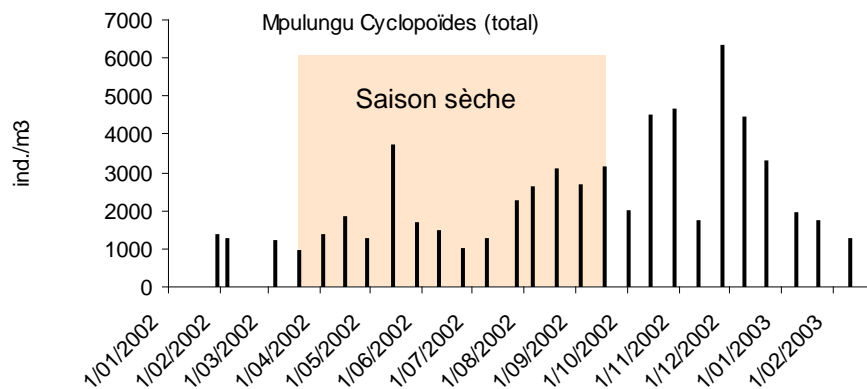


Figure 3.16. : Abondance des cyclopoïdes (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Mpulungu, Zambie.

Les cyclopoïdes ont manifesté une première abondance importante au début de la saison sèche en mai 2002 de presque 4000 ind./m³. Durant la saison sèche suit une longue période avec des densités peu importantes.

Un premier pic d'abondance des cyclopoïdes adultes au mois de mai est suivi par un pic de nauplii au mois de juin.

L'abondance des copépodites ne varie guère jusqu'au mois d'août, le début d'une croissance du nombre d'individus se terminant par un pic d'abondance de presque 1400 ind/m³.

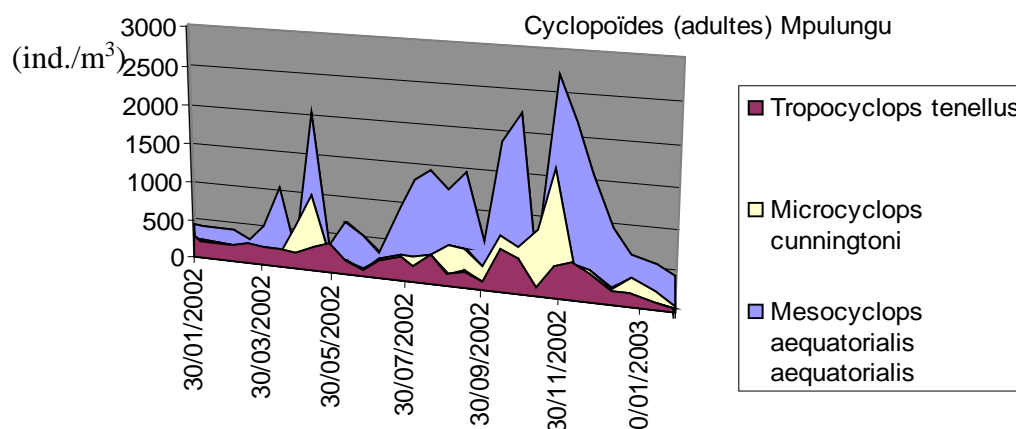


Figure 3.17. : Abondance des cyclopoïdes adultes (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Mpulungu, Zambie.

Les cyclopoïdes adultes manifestent des variations d'abondance opposées à celles observées à Kigoma. Il y a dominance des *Mesocyclops aequatorialis aequatorialis* sur les *Microcyclops cunningtonii* et surtout sur les *Tropocyclops tenellus*. Il y a, à Mpulungu, deux périodes d'abondances maximales : le mois d'avril et la fin de l'année 2002. Au mois d'avril on observe respectivement 2013 et 968 ind./m³ pour les *M. aequatorialis aequatorialis* et les *M. cunningtonii*. Le deuxième pic montre une croissance jusqu'à 2721 ind./m³ de *M. aequatorialis aequatorialis* et 1593 ind./m³ de *M. cunningtonii*.

3.2.1.4. La biomasse

Pour transformer l'abondance (le nombre d'individus par m³) en biomasse (mg/m²), on multiplie l'abondance d'abord par la colonne d'eau (100 m), et ensuite par la biomasse par individu (les valeurs utilisées sont indiquées au chapitre 'Matériel et Méthodes').

Le poids sec des calanoïdes est plus important à Mpulungu qu'à Kigoma. Le poids sec des cyclopoïdes a diminué du nord vers le sud de façon spectaculaire.

En terme de biomasse de poids sec (mg/m²) il y a une très grande différence entre la moyenne du poids sec trouvée à Kigoma et à Mpulungu pour la population de cyclopoïdes en 2002. A Kigoma la moyenne est de 1558 mg/m², et à Mpulungu la moyenne est de 737 mg/m².

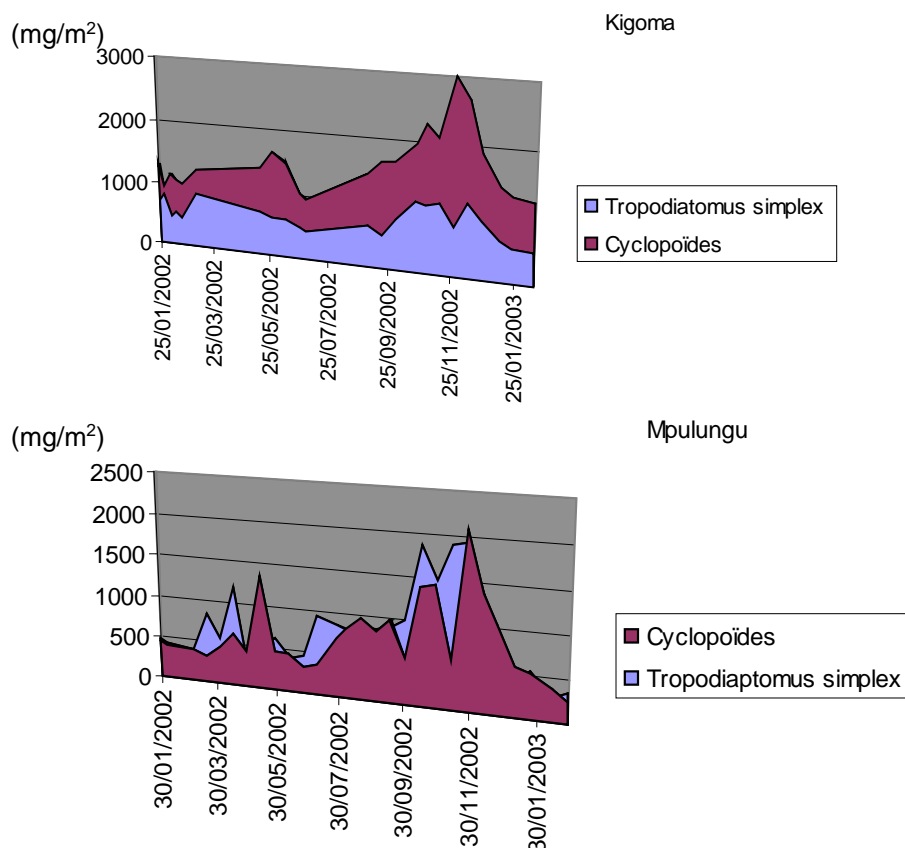


Figure 3.18. : Biomasses à Kigoma, Tanzanie et à Mpulungu, Zambie (février 2002-février 2003).

L'utilisation d'une valeur unique de masse sèche pour tous les cyclopoïdes peut induire en erreur. Les trois espèces de cyclopoïdes pélagiques, *Mesocyclops aequatorialis*, *Tropocyclops tenellus* et *Microcyclops cunningtonii*, diffèrent considérablement en taille et donc en biomasse. Vu que à Kigoma, dans le nord, on retrouve 82.5 % de petits cyclopoïdes et à Mpulungu seulement 40 %, on peut considérer le résultat à Kigoma surestimé et à Mpulungu sousestimé.

3.2.1.5. Macrozooplankton

- Kigoma

La période de la saison des pluies a été marquée par une diminution, voire une absence de méduses (*L. tanganicae*) à Kigoma (moyenne de 6 ind./m³). La fin de l'année 2002 est marquée par un pic de 81 ind./m³. Démarre alors une phase rapide de diminution d'abondance de la population de méduses à Kigoma. La moyenne annuelle de méduses pour la station de Kigoma est de 22 ind./m³.

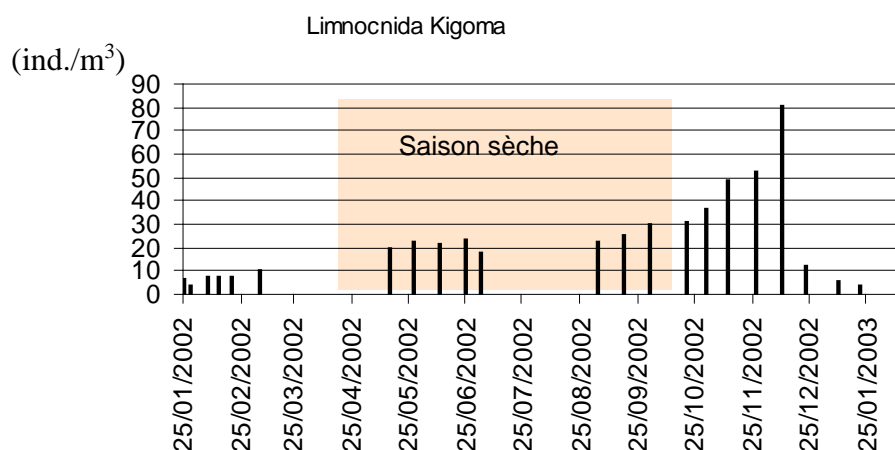


Figure 3.19. : Abondance des *Limnocyprid tanganicae* à Kigoma, Tanzanie (février 2002-février 2003).

- Mpulungu

A Mpulungu, la population de méduses est caractérisée par deux phases. Un premier pic, relativement peu prononcé pendant les mois de mars-avril. Dans le courant du mois d'octobre et pendant le mois de novembre peut s'observer un deuxième pic, beaucoup plus prononcé (69 ind./m³) que celui observé plus tôt dans l'année 2002. Les densités accusent alors une décroissance brutale (23 ind./m³). La moyenne annuelle est de 15 individus par m³.

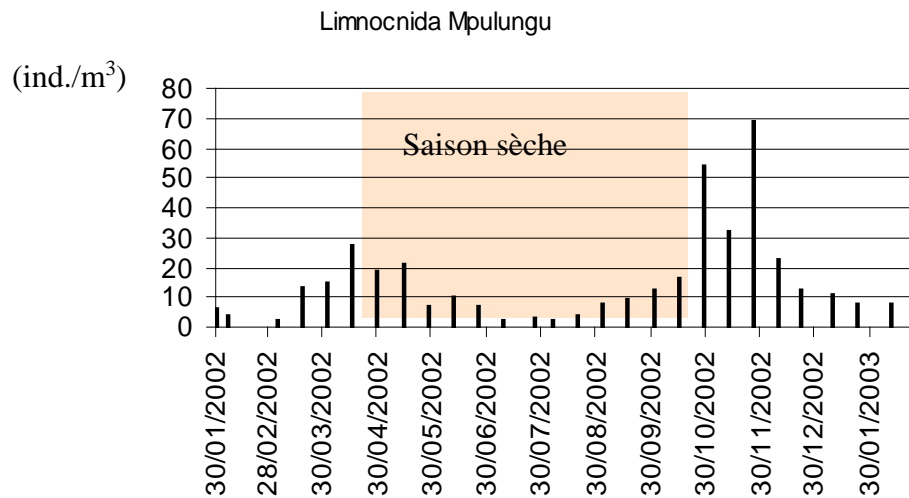


Figure 3.20. : Abondance des *Limnocyclus tanganicae* à Mpulungu, Zambie (février 2002-février 2003).

3.2.1.6. Comparaison des stratégies de collecte des échantillons

L'étendue du choix parmi les divers appareillages conçus pour l'échantillonnage est vaste. Les filets que nous avons utilisés semblent être le dispositif le plus commode dans notre cas. Nous avons voulu cependant faire une comparaison entre les deux filets disponibles sur une colonne d'eau de 100m : le filet à plancton de 100 μ m, et le filet fermant de 150 μ m.

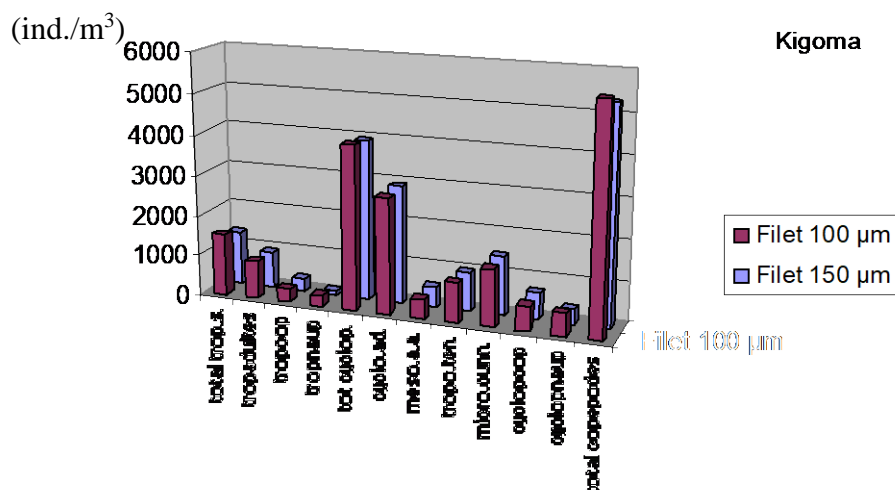


Figure 3.21. : Composition quantitative de la communauté zooplanctonique, échantillonnée à l'aide de deux filets, dans le lac Tanganyika à Kigoma le 11 février 2003.

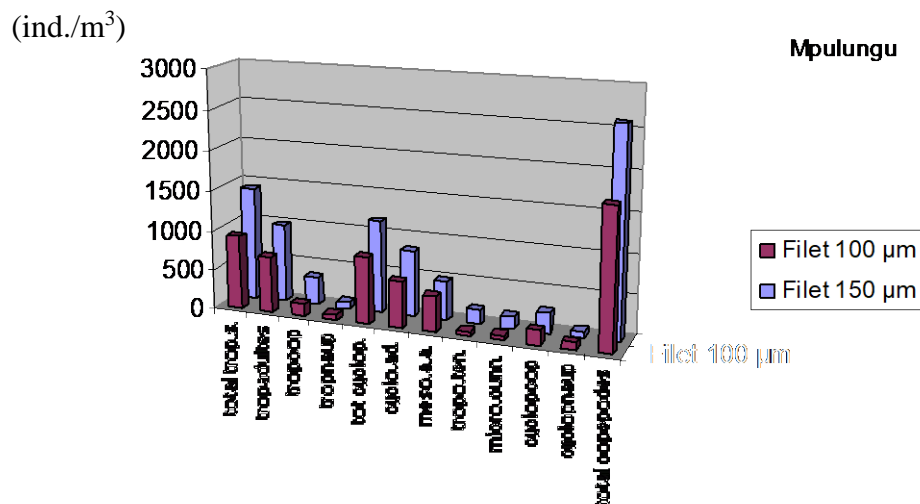


Figure 3.22. : Composition quantitative de la communauté zooplanctonique, échantillonnée à l'aide de deux filets, dans le lac Tanganyika à Mpulungu le 25 février 2003.

Nous observons une tendance générale à la décroissance des abondances de nauplii avec le filet fermant (150 µm) dans les deux stations, et une augmentation de l'abondance pour les stades copépodites et adultes. Ces différences sont surtout visibles pour la station de Mpulungu. Il serait imprudent de tirer des conclusions. En effet, ces résultats se limitent à deux prélèvements, ce qui nous paraît trop restrictif et certains problèmes mis en évidence pourraient trouver leur source dans d'autres méconnaissances de la communauté zooplanctonique. Les résultats sont peu indicatifs de la situation. Néanmoins, il serait sans doute intéressant de répéter l'expérience.

3.2.1.7. Causes de la distribution de la communauté zooplanctonique

a) Causes physico-chimiques

Si l'oxygène manque, si la température devient défavorable,... les organismes peuvent réagir en modifiant leur mode de reproduction. Les calanoïdes produisent des œufs de durée, alors que les cyclopoïdes vont interrompre momentanément leur développement. Les copépodes ont une fécondité élevée mais un temps de génération plus long que les rotifères.

La croissance des petites espèces est généralement favorisée par de faibles concentrations en nourriture, la croissance des espèces de grande taille par contre, est favorisée par une nourriture abondante. Le seuil minimum de nourriture tend à varier en fonction de la taille (De Mott, 1989). Le seuil minimum requis par les calanoïdes paraît inférieur à celui des cladocères. Les variations des nutriments influencent indirectement la dynamique du zooplancton via des changements dans la croissance et la succession du phytoplancton.

b) Causes biologiques

En région tropicale, le zooplancton est surtout influencé par les ressources (la disponibilité en nourriture). C'est pourquoi nous avons mis en évidence une comparaison de l'évolution des biomasses phytoplanctoniques et zooplanctoniques pour l'année 2002.

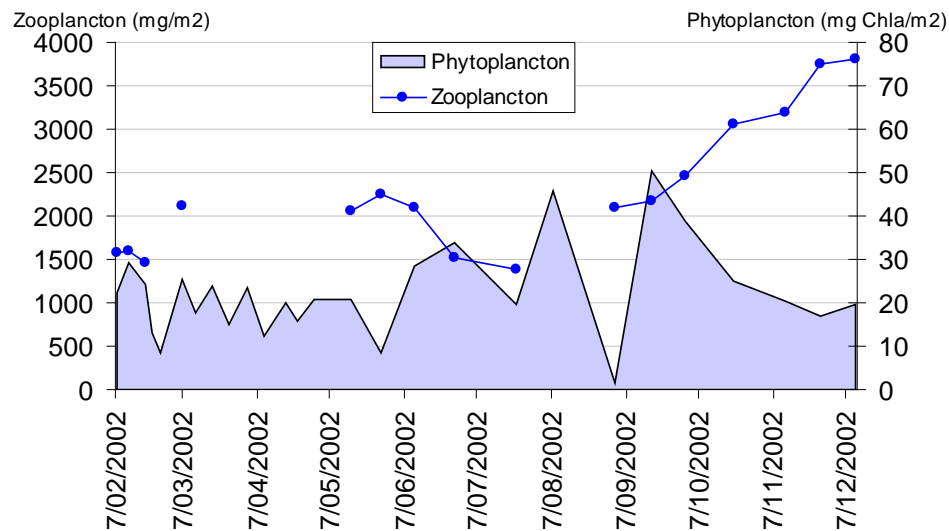


Figure 3.23. : Comparaison de l'évolution des biomasses de la communauté phytoplanctonique et zooplanctonique pour l'année 2002 à Kigoma, Tanzanie (d'après Sténuite, 2003).

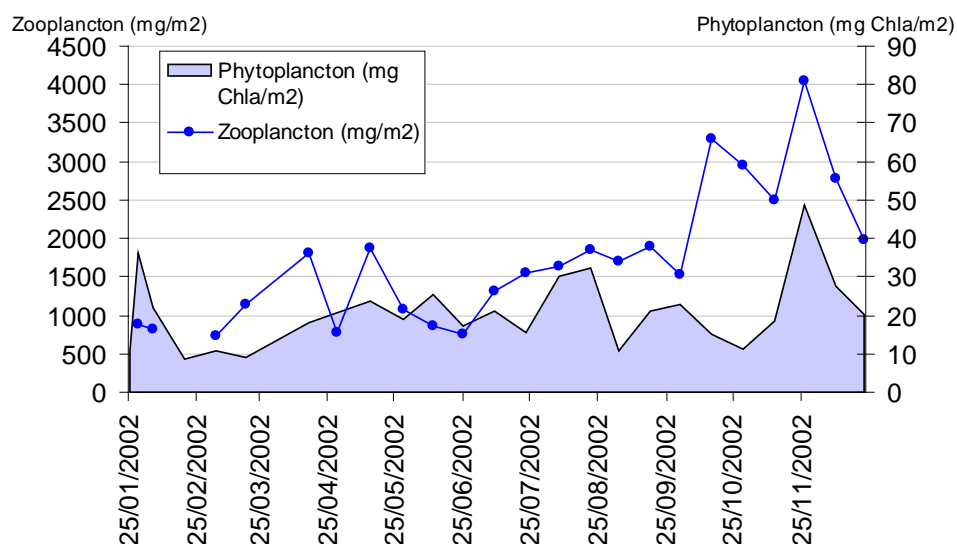


Figure 3.24. : Comparaison de l'évolution des biomasses de la communauté phytoplanctonique et zooplanctonique pour l'année 2002 à Mpulungu, Zambie (Sténuite, com.pers.).

Nous observons aux deux stations une évolution des biomasses phytoplanctoniques (exprimées en Chla /m²) et zooplanctoniques (mg/m²) qui concordent bien. En effet après chaque pic de biomasse phytoplanctonique, suit un pic de biomasse zooplanctonique, typique des relations proie-prédateur. Néanmoins, il ne faut pas négliger qu'au moins 50 % du phytoplancton n'est pas directement broutable par le zooplancton (Sténute, com.pers.). Les copépodes exercent leur prédation dans la classe de taille 10-50 µm (Stern, 1989), alors que la majorité du phytoplancton est de taille inférieure.

Le carbone provenant du phytoplancton qui n'est pas directement broutable par le zooplancton fini quand même par atteindre ce compartiment trophique.

- D'une part parce qu'il existe un broutage du petit phytoplancton par les ciliés, ces derniers étant aussi broutés par le zooplancton.
- D'autre part le carbone excrété par le phytoplancton est la source majeure voir exclusive de carbone organique dissous pour les bactéries. Des bactéries qui sont ensuite, via la boucle microbienne, broutées par les protozoaires, en l'occurrence, par les flagellés et les ciliés (Pirlot, com.pers.).

3.2.2. Migration verticale

3.2.2.1. Distribution verticale du zooplancton : variations journalières

- Kigoma

Pendant la journée, à midi, il y a un abandon général par les copépodes des couches superficielles du lac. Les nauplii et les cyclopoïdes semblent séjourner dans la zone de 20 à 40 m. Les stades copépodites et adultes *T. simplex* se trouvent en majorité entre 40 et 60 m.

Au coucher du soleil les stades nauplii des *T. simplex* migrent en grand nombre vers la surface. Une migration inverse comme celle des *T. simplex* au stade nauplius pourrait être interprétée comme une fuite de cette proie à un prédateur planctonique effectuant lui-même une migration normale.

A minuit il y a une abondance plus élevée de *T. simplex* adultes à la surface. Néanmoins ils semblent moins nombreux que quand les échantillonnages ont lieu lors des périodes de la nouvelle lune. La nuit de l'échantillonnage précédait une nuit de pleine lune. Les nauplii *T. simplex* fuient la surface, alors que les cyclopoïdes manifestent des abondances maximales entre la surface et 60 m.

A l'apparition du soleil, à 6h, les adultes et les copépodites *T. simplex* réabandonnent en premier la zone de surface. Les nauplii cyclopoïdes manifestent également une fuite au lever du soleil (abondance maximale de 20 à 40 m) mais leur fuite semble moins rapide que celle des adultes et copépodites (abondance maximale de 40 à 60 m). Les nauplii *T. simplex* au contraire réapparaissent dans la zone de surface.

- *Mpulungu*

Lors du jour d'échantillonnage ensoleillé, la zone de surface était dépourvue du zooplancton, fuyant vers le fond de la colonne d'eau étudiée. On retrouve le plus grand nombre de copépodes entre 20 et 40 m, tant pour les calanoïdes que pour les cyclopoïdes.

Au coucher du soleil, nous retrouvons les mêmes abondances de la surface à 100 m pour les cyclopoïdes adultes et copépodites. Le plus de calanoïdes adultes et copépodites se situent entre 20 et 40 m. Les calanoïdes séjournent plus profondément : entre 60 et 100 m. Les cyclopoïdes au stade nauplii préfèrent se maintenir à une profondeur de 40 à 80 m.

A minuit, il y a une répartition quasi égale de la surface à 100 m des calanoïdes adultes et au stade de copépodite. Il y a une manifestation de fuite de la surface par les calanoïdes nauplii. Leur abondance maximale est à 60-80 m. Il y a deux pics d'abondance des cyclopoïdes adultes et copépodites : un à la surface et un entre 60 et 80 m.

A l'aube seuls les cyclopoïdes adultes et copépodites, sont absents de la surface. Les cyclopoïdes adultes sont répartis de façon équitable dans les premiers 80 m de la colonne d'eau étudiée.

3.2.2.3. Amplitude du mouvement

Très généralement, les populations zooplanctoniques migrent suivant un patron caractéristique : elles se concentrent la nuit en surface, descendent à l'aube vers le fond, ou dans l'hypolimnion, où elles se tiennent durant le jour, ne remontant vers les couches superficielles qu'au crépuscule pour redescendre à l'aube suivante. L'ascension est un phénomène actif alors que la descente peut résulter ou procéder partiellement de l'enfoncement passif des organismes dont la densité est supérieure à celle de l'eau.

L'amplitude des migrations varie considérablement, d'abord en fonction de la vitesse de nage des organismes. Elle est plus faible chez les Rotifères, dont l'amplitude de déplacement quotidien ne dépasse pas dix mètres, que chez les crustacés qui peuvent migrer sur une cinquantaine de mètres (Wetzel 1991). Elle varie selon les espèces :

- dans un même milieu ,
- ou dans des milieux différents.

Le phénomène migratoire varie selon les stades de développement et concerne plus souvent les adultes que les stades jeunes qui séjournent préférentiellement dans les eaux superficielles plus chaudes et plus riches en nourriture.

Par ailleurs, nous avons pu observer un cas de migration où les populations se maintiennent plus en profondeur la nuit. Ce phénomène est probablement dû au fait que le jour d'échantillonnage précédait une nuit de pleine lune.

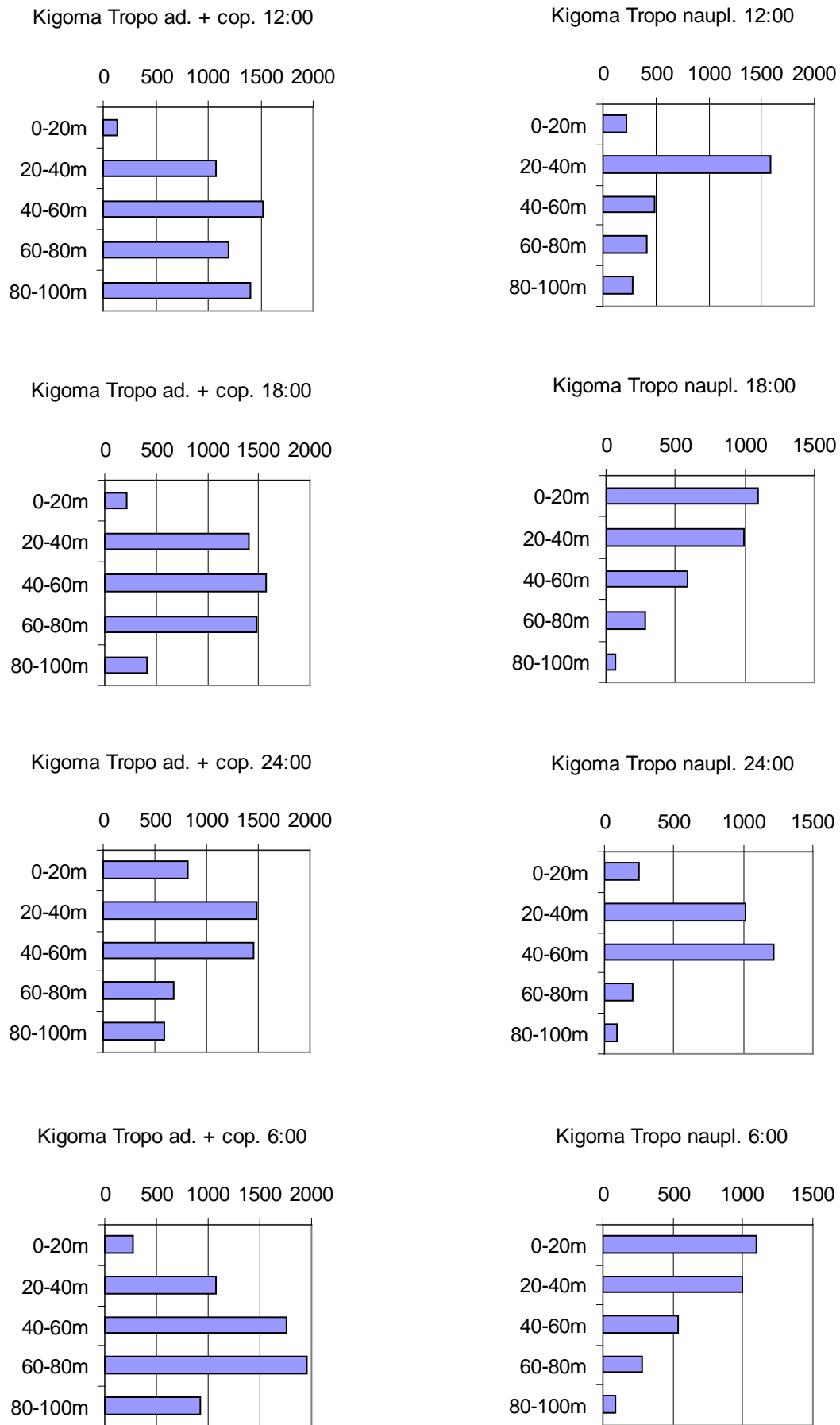


Figure 3.29. : Les résultats des cycles de 24h du *T simplex* à Kigoma, Tanzanie (12 février 2003).

Résultats et discussion

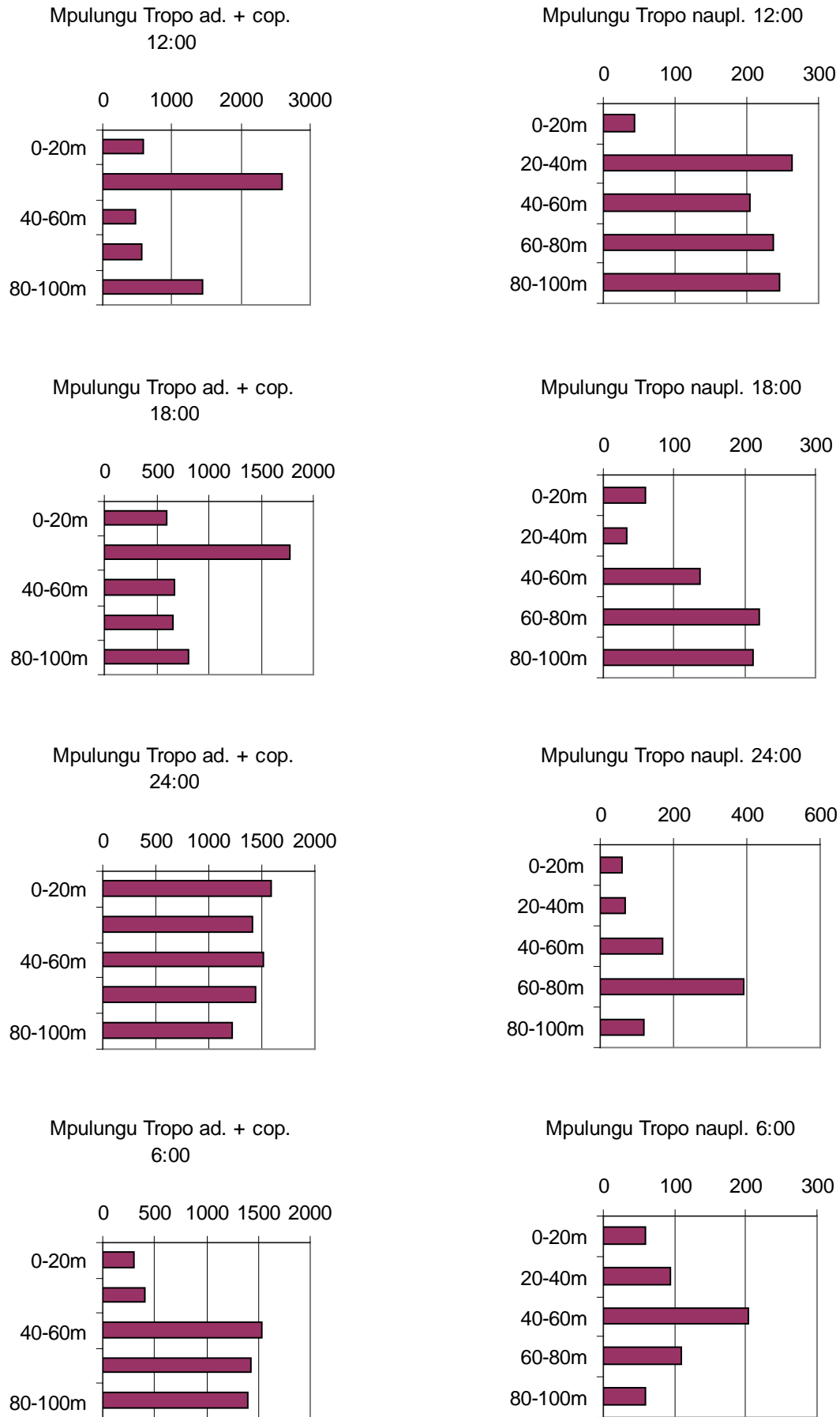


Figure 3.31. : Les résultats des cycles de 24h des *T. simplex* à Mpulungu, Zambie (25 février 2003).

4. Conclusions et Perspectives

Au cours de cette année, nous avons entrepris d'étudier la dynamique des populations zooplanctoniques dans le Lac Tanganyika. Notre étude synthétise les résultats accumulés durant 51 campagnes régulières, respectivement 23 à Kigoma et 28 à Mpulungu. L'étude de la composition, des variations d'abondance et de la biomasse du zooplancton a été complétée par des prélèvements visant à examiner les migrations verticales.

Avant l'évaluation de la composition et de l'abondance des communautés présentes, une collecte de données aussi précise que possible est primordiale. Dès que l'on cherche à comprendre les raisons de la répartition du plancton, de nombreuses difficultés surgissent car les techniques sont loin d'être parfaites.

En un endroit déterminé, la densité de la population dépend de la composition du milieu et de l'intensité de prédation. Il se constitue de concentrations et de zones appauvries au sein d'une masse, de véritables strates verticales dans une masse d'eau.

L'étude sur le terrain que nous avons tenté de mener à bien, montre encore des imprécisions non négligeables. En plus, des problèmes du choix de l'appareillage pour la collecte du zooplancton, nous avons constaté lors de la campagne de février que le collecteur du filet planctonique (100 μ m) était en mauvais état à Mpulungu. C'est probablement un facteur qui nous a conduit à une sous-évaluation quantitative du zooplancton dans la station de Mpulungu, qui a considérablement diminué par rapport aux résultats relevés dans la littérature (figures 3.11, 3.14 et 3.15).

Les résultats trouvés par LTR (Kurki & Vuorinen, 1995) sont quelques peu différents aux nôtres. A Kigoma ils ont trouvé un premier pic d'abondance au mois d'octobre 1993 de *T. simplex* et un premier pic de cyclopoïdes au mois de novembre 1993. Les *T. simplex* atteignent un deuxième pic en avril 1994 et les cyclopoïdes au mois de mai 1994. A Mpulungu, par contre, les abondances atteignent un maximum de *T. simplex* au mois de décembre 1993. Les cyclopoïdes y atteignent leur maximum en juillet 1994. La tendance générale tend à montrer un nombre d'individus /m³ plus élevé que nos résultats, pouvant atteindre jusqu'à plus de 25000 de copépodes par m³ en juillet 1993.

L'article paru très récemment dans Nature par O'Reilly *et al.* (2003) sur les changements climatiques au Tanganyika parle d'une diminution sensible de la productivité de l'écosystème aquatique par rapport aux années précédentes. L'incidence du climat sur le zooplancton n'exclut donc pas que cela pourrait affirmer les observations d'abondance zooplanctonique en régression par rapport à tous les résultats relevés dans la littérature.

Les observations de température montrent une augmentation progressive depuis 1913. La température des eaux profondes (400 à 1000 m) a augmentée de 23.10°C en 1938 à 23.41°C en 2003. En même temps nous observons une diminution importante des vents. L'effet combiné des deux phénomènes abaisse la profondeur de la zone de mélange et entraîne une diminution de l'apport en nutriments par les eaux profondes, et donc une régression de la productivité. Sachant que pendant les 80 ans à venir la température de l'air va encore augmenter de 1.3-1.7°C, la productivité des grands lacs africains pourrait encore diminuer considérablement (O'Reilly, 2003).

Contrastant avec l'abondance des copépodes, la contribution des *Limnocyclus tanganicae* demeure en moyenne limitée, marquée par quelques épisodes de développement intense observés de manière caractéristique à une époque bien définie de l'année, correspondant aux mois d'octobre et novembre (figures 3.17 et 3.18). Van Meel (1954) a enregistré une moyenne de 20 ind./m³ au sud du lac. Les abondances plus importantes étaient présentes dans le nord, pour 1953.

L'observation des méduses a été rendu plus difficile par un mauvais choix de fixation et préservation à long terme. En effet, l'utilisation de formol dilué rend la préservation de l'intégrité des cellules fixées faible et la distorsion corporelle importante. L'utilisation de Lugol non acidifié fournirait déjà de meilleurs résultats (Viroux, 2000). Toutefois, le Lugol est un bactériostatique insuffisant et le recours au formol est pratiquement obligatoire pour une conservation à long terme, rendant le comptage des méduses difficile.

Les résultats des mesures de biomasse peuvent être exprimés de plusieurs façons, en unités plus ou moins proportionnelles à la quantité de matière vivante : le poids brut, le poids sec et les teneurs en cendres, protéines, graisses, ... Pour le lac Tanganyika nous avons utilisé les valeurs en poids sec données par Bosma *et al.* (1997). Ces valeurs sont malheureusement qu'approximatives car elles ne tiennent pas compte des différentes espèces de cyclopoïdes. Une meilleure prise en compte des différentes espèces de cyclopoïdes pourrait améliorer les écarts constatés entre Kigoma et Mpulungu. Dans notre étude, on peut considérer le résultat à Kigoma, surestimé et à Mpulungu, sousestimé.

Dans l'étude de Kurki (1996) la biomasse décroît du sud vers le nord durant toute la période d'étude entre juillet 1993 et décembre 1995. Dans notre étude c'est le contraire, la moyenne annuelle est plus importante à Kigoma qu'à Mpulungu. Mais la différence entre Kigoma et Mpulungu reste très petite, tout comme chez Kurki (1996).

L'abondance du zooplancton du lac Tanganyika montre une périodicité qui connaît annuellement deux pics. Un premier pic, habituellement au mois de novembre à Kigoma, qui est en relation avec une production phytoplanctonique importante (Kurki, 1996) et un deuxième pic corrélié avec l'upwelling (Plisnier, 1996). Les *Tropodiptomus cunningtoni* du lac Malawi ont leur abondance maximum au mois d'août jusqu'en décembre et un minimum entre juin et avril (Irvine, 1995). La périodicité des pics varie très peu d'une année à l'autre. Des résultats similaires ont été observés au lac Malawi. Néanmoins, les abondances peuvent différer beaucoup d'une année à l'autre (Rufli et Chapman, 1976). Au lac Malawi les abondances minimum sembleraient, selon Irvine (1995) coïncider avec des périodes de pleine lune.

Dans un second temps nous avons envisagé d'étudier les migrations verticales journalières du zooplancton. Nos résultats, acquis à la suite de deux échantillonnages, reproduisent bien, voir très bien ceux observés dans la littérature.

Dans l'étude de Kurki et Vuorinen (1995) de juillet 1993 à juillet 1994 sur les migrations verticales journalières, il y a présence de zooplancton jusqu'à 220 m à Mpulungu avec des pics d'abondance de *Tropodiptomus simplex* à 140 m à minuit. La répartition est semblable à ce que nous avons observé.

A Kigoma la présence des copépodes près de la surface, au coucher du soleil, ne semble pas si importante que dans le travail de Kurki et Vuorinen (1995). Cette fuite inhabituelle de la surface pourrait être attribué à la pleine lune la nuit d'échantillonnage.

Pour résumer l'ensemble du travail, nous pouvons dire que les différents résultats acquis sont généralement satisfaisants, qu'ils coïncident relativement bien avec les données disponibles dans la littérature. C'est dans la manière de procéder à l'étude des biomasses qui nécessiterait quant à elle, des investigations plus en détails.

La dynamique du zooplancton suppose l'intervention de beaucoup de facteurs (prédation, compétition, préférences alimentaires) qui sont encore mal modélisés. Et, au moment de conclure ce travail, la communauté zooplanctonique du Tanganyika présente encore beaucoup de zones d'ombre et offre des potentialités de recherches futures en mettant à profit les différentes observations et en y apportant quelques améliorations simples.

Déjà, le projet belge CLIMLAKE pourra très certainement mettre en évidence des observations intéressantes aux termes de quatre années de suivi régulier des conditions climatiques, hydrologiques et physico-chimiques. Egalement, l'échantillonnage concernant tous les niveaux trophiques en vue d'une modélisation et les relations entre phytoplancton, protozoaires et zooplancton pourront être clarifiées.

En perspectives, l'une des premières voies à explorer est, sans nulle doute, celle de la boucle microbienne. Car il semble bien qu'une grande partie du carbone phytoplanctonique transite par cette voie parallèle à la chaîne trophique classique qui lie directement phytoplancton et zooplancton en tant que proie et prédateur.

A ce sujet, nous pensons aussi aux migrations profondes du zooplancton qui semble souvent, dans la littérature, signifier le jeûne des organismes. Dans le Tanganyika, il est probable que le zooplancton, comme en milieu océanique, se sustente aussi des ciliés, là où il n'y a plus de phytoplancton.

Bibliographie

AMOROS, C. (1984) : Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises, La Société Linnéenne de Lyon, Lyon.

BEADLE, L.C. (1974) : The inland Waters of Tropical Africa. An introduction to Tropical Limnology, Longman, London, 322p.

BECKERS, K. (1986) : Bijdrage tot de limnologie en de hydrobiologie van het Sake-meer en het Mugesera-meer (Rwanda), KUL Zoologisch instituut Faculteit landbouwwetenschappen, Leuven, 202p.

BERQUIST, A.M. & CARPENTER, S.R. (1986) : Limnetic herbivory : effects on phytoplankton populations and primary production – *Ecology* 67 : 1351-1360.

BOGDAN, K.G. & GILBERT, J.J. (1984) : Body size and food size in freshwater zooplankton – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 81 : 6427-6431.

BOGDAN, K.G. & MCNAUGHT, D.C. (1975) : Selective feeding by *Diaptomus* and *Daphnia* – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19 : 2935-2942.

BONACINA, C. & PASTERIS, A. (2001) : Zooplankton of Lake Orta after liming: an eleven years study – *J. Limnol.* 60(1) : 101-109.

BORSHEIM, K.Y. & ANDERSON, S. (1987) : Grazing and food size selection by crustacean zooplankton compared to production of bacteria and phytoplankton in a shallow Norwegian lake – *J. Plankton Res.* 9 : 367-379.

BOSMA, E., KALANGALI, S., MUHOZA, S., KAOMA, K. & ZULU, I. (1997) : Résultats de l'échantillonnage de zooplancton pour juillet 1995 à juillet 1996 et comparaison des résultats de la période de juillet 1996 à juin 1995, FAO Bujumbura, Bujumbura, 30p.

BOTTRELL, H.H., DUNCAN, A., GLIWICZ, Z.M. & GRYGIEREK, E. (1976) : A review of some problems in zooplankton production studies – *Norw. J. Zool.* 24 : 419-456.

BROCHU, M. & MICHEL, J.-P. (1994) : Dictionnaire de géomorphologie à caractère dimensionnel, Guérin Universitaire, Québec.

BRÖNMARK, C. & HANSON, L.-A. (1998) : The Biology of Lakes and Ponds, Oxford University Press Inc., New York, 216p.

BROOKS, J.L. & DODSON, S.I. (1965) : Predation, Body Size, and Composition of Plankton – *Science* 150 : 28-35.

BULTOT, F. (1954) : Saisons et périodes sèches et pluvieuses au Congo Belge et au Rwanda-Burundi, INEAC, Bruxelles, 70p.

BURGIS, J.B. & MORRIS, P. (1987) : The natural history of lakes, Cambridge University Press, Cambridge.

BWEBA, D. (1996) : Variations saisonnière et spatiale dans l'abondance de la communauté pélagique du zooplancton dans l'extrémité nord du lac Tanganyika, FAO Bujumbura, Bujumbura, 29p.

CAPART, A. (1952) : Le milieu géographique et géophysique du Lac Tanganyika 1946-1947, Institut Royal des Sciences Naturelles Belge, Bruxelles, Vol. 1 : 1-27.

CAYRON, E. (1979) : Contribution à l'étude du Lac Tanganyika et d'un de ses poisons endémiques, *Limnothrissa miodon*, Université Catholique de Louvain Faculté des Sciences Agronomiques, Louvain, 103p.

COLLET, E. (1984) : Etude comparative de la biocénose zooplanctonique dans deux types de bassins d'orage différents (Landenne et Fize-Fontaine), Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur, 91p.

COULTER, G.W. (1991) : Lake Tanganyika and its Life, Oxford University Press, London., 5 : 103-108, 9 : 239-245.

CRAIG, H. (1974) : Lake Tanganyika geochemical and hydrographic study, 1973 expedition, SIO Ref. Ser., Scripps Institut Oceanographique, 75(5): 1-85.

DE BERNARDI, R. (1984) : Methods for the estimation of zooplankton abundance, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 59-86.

DE MOTT, W.R. (1989) : The role of competition in zooplankton succession – *in*: SOMMER, U., Plankton Ecology, Springer-Verlag, Berlin, 195-252.

DESCY, J.-P. (1989) : Manuel pratique des techniques d'analyse d'eau. Analyses physico-chimiques, Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur, 49p.

DODSON, S.I. (1988) : The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton-predator-avoidance behavior in *Daphnia* – *Limnol. Oceanogr.* 33 : 1431-1439.

DODSON, S.I. (1991) : Species richness of crustacean zooplankton in European lakes of different sizes – *Verh. Int. Ver. Limnol.* 24 : 1223-1229.

DUMONT, H.J., VAN DE VELDE, I. & DUMONT, S. (1975) : The Dry Weight Estimate of Biomass in a Selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the Plankton, Periphyton and Benthos of Continental Waters – *Oecologia* 19 : 75-97.

DUSSART, B. (1967) : Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale . Tome I : Calanoïdes et Harpacticoïdes, N. Boubée & Cie, Paris, 292p.

DUSSART, B. (1969) : Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale . Tome II : Cyclopoïdes et Biologie, N. Boubée & Cie, Paris, 292p.

DUSSART, B. (1982) : Faune de Madagascar. Crustacés et Copépodes , CNRS, Paris, 292p.

DUSSART, B. & DEFAYE, D. (1967) : Calanoïdes et harpacticoïdes. Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale 1 Faunes et Flores actuelles, Boubée, Paris.

DUSSART, B. & DEFAYE, D. (1983) : Calanoïdes. Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale 1 Faunes et Flores actuelles, CNRS, Paris, 224p.

DUSSART, B. & DEFAYE, D. (2001) : Introduction to the copepoda. Guides to the identification of microinvertebrates of the continental waters of the world 16, Backhuys, Leiden, 304p.

DUSSART, B. & FAURE-FREMIET, E. (1966) : Limnologie: l'étude des eaux continentales. Géobiologie, écologie, aménagement, Gauthier-Villars, Paris, 676p.

DUSSART, B. & GRASSÉ, J.P. (1967) : Calanoïdes et harpactoïdes. Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale 1 Faunes et Flores actuelles, Boubée, Paris, 500p.

DUSSART, B. & GRASSÉ, J.P. (1983) : Calanoïdes. Répertoire mondial des crustacés copépodes des eaux intérieures 1, CNRS, Paris.

EDMOND, J. & STALLARD, J. (1975) : Etude de la chimie des éléments nutritifs du lac Tanganyika, Rapports collectifs préliminaires sur les travaux des chercheurs des instituts de recherche étrangers, 3p.

ELGMORK, K. (1985) : Prolonged life cycles in the planktonic copepod *Cyclops scutifer* Sars – *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22 : 3154-3158.

EVERT, M.-J. (1970) : La faune endémique du lac Tanganyika, Université Catholique de Louvain Faculté des Sciences, Louvain, 203p.

FOURNIRET, Y. (1992) : Etude du zooplancton du lac Kivu et relations avec son prédateur: *limnothrissa miodon*: échantillonnage de mai-juin 1990, Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix. Unité d'écologie des eaux douces, Namur, 16p.

GLIWICZ, Z.M. (1975) : Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton – *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19 : 1490-1497.

GOPAL, B. & WETZEL, R.G. (2001) : Limnology in developing countries, International scientific publications, New Delhi.

HABERMAN, J. (1998) : Zooplankton of Lake Vortsjärvi – *Limnologica* 28(1) : 49-65.

HARRIS, G.P. (1986) : Phytoplankton ecology . Structure, function and fluctuation, Chapman & Hall, London, 384p.

HARRIS, R. (2000) : Ices zooplankton methodology manual, Academy Press, San Diego, California, 684p.

HESSEN, D.O., FAAFENG, B.A. & ANDERSEN, T. (1995) : Replacement of herbivore zooplankton species along gradients of ecosystem productivity and fish predation pressure – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 : 733-742.

HORNE, A.J. & GOLDMAN, C.R. (1994) : Limnology, McGraw-Hill, New York, 13: 265-299.

HUTCHINSON, G.E. (1967) : A treatise on limnology. Introduction to lake biology and the limnoplankton, Chapman and Hall, London, Vol. 2: XI, 1115p.

KARJALEN, J., HOLOPAINEN, A.-L. & HUTTUNEN, P. (1996) : Spatial patterns and relationships between phytoplankton, zooplankton and water quality in the Saimaa lake system, Finland – *Hydrobiologia* 322 : 267-276.

KAWANABE, H. & KWETUENDA, M.K. (1988) : Ecological and limnological study on Lake Tanganyika and its adjacent regions, Japan international cooperation agency, Tokyo, 101p.

KERFOOT, W.C. (1980) : Evolution and ecology of zooplankton communities. American society of limnology and oceanography. Symposium on the structure of zooplankton communities, Dartmouth, 20-25 August 1978, University press of New England, Hanover, 763p.

KIZITO, Y.S. (1998) : Studies of the zooplankton of two Western Uganda crater lakes, Nkuruba and Nyahirya, with special emphasis on the bionomics and productivity of the cyclopoids. Académie royale des sciences d'outre-mer. Classe des sciences naturelles et médicales. Mémoires in-8. N. S. , Koninklijke academie voor overzeese wetenschappen, Brussel, 98p.

KIZITO, Y.S., NAUWERCK, A., CHAPMAN, L.J. & KOSTE W. (1993) : A Limnological Survey of Some Western Uganda Crater Lakes – *Limnologica* 23(4) : 335-347.

KOZHOVA, O.M. & IZMEST'EVA, L.R. (1998) : Lake Baikal evolution and biodiversity, Backhuys Publishers, Leiden, 446p.

KUFFERATH, J. (1979) : Le milieu biochimique. Exploration hydrobiologique du lac Tanganyika (1946-1947), Institut Royal des Sciences Naturelles Belge, Bruxelles, Vol. 1 : 29-47.

KURKI, H. (1993) : Field notes on zooplankton, FAO Kigoma, Kigoma, 26p.

KURKI, H. (1996) : The results of zooplankton sampling at three locations in lake Tanganyika: July 1993-December 1995, FAO Bujumbura, Bujumbura, 45p.

KURKI, H. (1996) : Zooplankton sampling on board R/V Tanganyika Explorer, FAO Bujumbura, Bujumbura, 16p.

KURKI, H. & VUORINEN, I. (1995) : Zooplankton ecology of lake Tanganyika report on the results of LTR's scientific sampling programme. July 1993-July 1994, FAO Bujumbura, Bujumbura, 29p.

LAIR, N. (1984) : Adaptive strategies of planktonic crustaceans in oligotrophic lakes of the temperate zone – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22 : 1019-1023.

LAMPERT, W. (1985) : Food limitation and structure of zooplankton communities. *Ergebnisse der Limnologie* 21, Scheizerbart'sche Verslagsbuchhandlung, Stuttgart, 497p.

LAMPERT, W. (1988) : The relationship between zooplankton biomass and grazing – *Limnologia* 1 : 11-20.

LAMPERT, W., SOMMER, U. & HANEY, J.F. (1997) : *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*, traduit de l'allemand par J.F. HANEY, Oxford university press, New York, 382p.

LELOUP, E. (1952) : Les invertébrés. Exploration hydrobiologique du lac Tanganyika (1946-1947), Institut Royal des Sciences Naturelles Belge, Bruxelles, Vol. 1 : 69-100.

LESEL, R. (1983) : Travaux français en limnologie, Institut national de la recherche agronomique. Centre de recherches hydrobiologiques, Ascain, 277p.

LEWIS, W.M. (1978) : Comparaison of Temporal and Spatial Variation in the Zooplankton of a Lake by Means of Variance Components – *Ecology* 59(4) : 666-671.

LEWIS, W.M. (1978) : Dynamics and succession of the phytoplankton in a tropical lake : Lake Lanao, Philippines – *Ecology* 66 : 849-880.

LINDQVIST, O.V. (1999) : From limnology to fisheries: Lake Tanganyika and other large lakes. Developments in hydrobiology, Kluwer, Dordrecht, 218p.

MAIER, G. (1996) : Copepod communities in lakes of varying trophic degree – *Arch. Hydrobiol.* 136(4) : 455-465.

MANCA, M. & COMOLI, P. (1999) : Studies on zooplankton of Lago Paione Superiore – *J. Limnol.* 58(2) : 131-135.

MATSUMURA, T., RIETZLER, A.C. & TUNDISI, J.G. (1989) : Biomass (dry weight and carbon content) of plankton crustacea from Broa reservoir (Soa Carlos, S.P.-Brazil) and its fluctuation across one year – *Hydrobiologia* 179 : 229-236.

MC CAULEY, E. (1993) : The Estimation of the Abundance and Biomass of Zooplankton in Samples – *Can. J. Fish. Aquat.* 7 : 228-265.

MELACK, J.M. (1979) : Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes – *Oecologia* 44 : 1-7.

MILLS, E.L., FORNEY, J.L. & WAGNER, K.J. (1987) : Fish predation and its cascading effect on the Oneida Lake food chain – in : KERFOOT, W.C. & SIH, A., Predation : direct and indirect impacts on aquatic communities, University Press of New England, 118-131.

MOREIRA DA COSTA, L. (1995) : Etude du régime alimentaire des deux espèces de Clupéidés endémiques au lac Tanganyika, *Limnothrissa miodon* et *Stolothrissa tanganicae*, à Mpulungu (Zambie), Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix Biologie, Namur, 109p.

NICHOLLS, K.H. & TUDORANCEA, C. (2001) : Species-level and community-level data analyses reveal spatial differences and temporal change in the crustacean zooplankton of a large Canadian lake (Lake Simcoe, Ontario) – *J. Limnol.* 60(2) : 155-170.

NIMUBONA, S. (1979) : Contribution à l'étude du poisson *Limnothrissa miodon*, Clupéide Endémique de Lac Tanganyika, Faculté des Sciences Agronomiques de Bujumbura, Bujumbura, 111p.

NOGRADY, T. (1993) : Rotifera, Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, vol. 4, SPB, Academic Publishing bv, Amsterdam, 142p.

O'REILLY, C.M., ALIN, S.R., PLISNIER, P.-D., COHEN, A.S. & MCKEE, B.A. (2003) : Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa – *Nature* 424 : 766-768.

PINEL-ALLOUL, B., DEVAUX, J., AMBLARD, C. & BOURDIER, G. (1989) : Variations à court terme des compartiments planctoniques d'un lac humique du Bouclier canadien – *Rev. des Sciences de l'Eau* 2(4) : 755-775.

PLISNIER, P.-D. (1996) : Limnological sampling during a second annual cycle (1994-1995) and some comparaisons with year one on lake Tanganyika, FAO Bujumbura, Bujumbura, 60p.

PLISNIER, P.-D. & COENEN, E.J. (2001) : Pulsed and damped annual limnological fluctuations in Lake Tanganyika – *GLOW Food-web, health and integrity* 83-96.

PLISNIER, P.-D., LANGENBERG, V., MWAPE, L., CHITAMWEMBWA, D., TSHIBANGU, K. & COENEN, E. (1996) : Limnological sampling during an annual cycle at three stations on lake Tanganyika (1993-1994), FAO Bujumbura, Bujumbura, 136p.

POURRIOT, R. & MEYBECK, M. (1995) : Limnologie générale. Collection d'écologie 25, Masson, Paris, 956p.

RAUTIO, M. (1998) : Community structure of crustacean zooplankton in subarctic ponds – effects of altitude and physical heterogeneity – *Ecography* 21 : 327-335.

REYNOLDS, C.S. (1984) : Phytoplankton periodicity : the interactions of form, function and environment variability – *Freshwat. Biol.* 14 : 111-142.

RICHERSON, P.J. & CARNEY, H.J. (1988) : Patterns of temporal variation in Lake Titicaca, a high altitude tropical lake, Succession rate and diversity of the phytoplankton – *Verh. Int. Ver. Limnol.* 23 : 734-738.

RICHMAN, S. & DODSON, S.I. (1983) : The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus* – *Limnol. Oceanogr.* 28(5) : 918-956.

RUSAK, J.A., YAN, N.D., SOMERS, K.M. & COTTINGHAM, K.L. (2002) : Temporal, spatial, and taxonomic patterns of crustacean zooplankton variability in unmanipulated north-temperate lakes – *Limnol. Oceanogr.* 47(3) : 613-625.

RUSAK, J.A., YAN, N.D., SOMERS, K.M. & MC QUEEN, D.J. (1999) : The Temporal Coherence of Zooplankton Population Abundances in Neighboring North-Temperate Lakes – *Am. Nat.* 153(1) : 46-58.

SIEBECK, O.H. (1978) : UV-Toleranz und Photoreaktivierung bei Daphnien aus Biotopen verschiedener Höhenregionen – *Naturwissenschaften* 65 : 390.

SMIRNOV, N.N. (1996) : Cladocera. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, SPB Academic Publishing bv., Gent.

STARKWEATHER, P.L. & BOGDAN, K.G. (1980) : Detrital feeding in natural zooplankton communities : Discrimination between live and dead algal foods – *Hydrobiologia* 73 : 83-85.

STEEDMAN, H.F. (1976) : Zooplankton fixation and presevation. Monographs on oceanographic methodology 4, Unesco, Paris, 350p.

STERNER, R.W. (1989) : The role of grazers in phytoplankton succession – *in*: SOMMER, U., Plankton Ecology : succession in plankton communities, Springer-Verlag, Berlin, 107-170.

STOCKWELL, J.D. & SPRULES, W.G. (1995) : Spatial and temporal patterns of zooplankton biomass in Lake Erie – *ICES J. mar. Sci.* 52 : 557-564.

TALLING, J.F. & TALLING, I.B. (1965) : The Chemical Composition of African Lake Waters – *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 50(3) : 421-463.

VIROUX, L. (1993) : Etude de la dynamique du zooplancton dans la Moselle française et en haute Meuse belge. Mémoire/Facultés universitaires Notre-Dame de la paix Namur. Biologie, Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur, 81p.

VIROUX, L. (2000) : Dynamique du métazooplancton en milieu fluvial, Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur, 309p.

VUORINEN, I. (1993) : Sampling and counting zooplankton of lake Tanganyika, FAO Bujumbura, Bujumbura, 19p.

WETZEL, R.G. & LIKENS, G.E. (1991) : Limnological analyses, Springer, New York, 391p.

ZARET, T.M. & SUFFERN, J.S. (1976) : Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism – *Limnol. Oceanogr.* 21 : 804-813.

Liste des figures

Figure 1.1. : Organisation anatomique d'un rotifère femelle *Brachionus*, en vue dorsale (d'après NOGRADY,1993).

Figure 1.2. : Cycle de reproduction des rotifères (d'après NOGRADY,1993).

Figure 1.3. : Organisation générale d'un cladocère (d'après AMOROS, 1984).

Figure 1.4. : Cycle de reproduction des cladocères (d'après AMOROS, 1984).

Figure 1.5. : Organisation générale d'un copépode (d'après DUSSART, 1967).

Figure 1.6. : Anatomie des trois types de copépodes des eaux continentales (d'après DUSSART, 1967).

Figure 1.7. : Copépode, stade larve nauplius (d'après DUSSART, 1967).

Figure 1.8. : Cycle de reproduction des copépodes cyclopoïdes (d'après DUSSART, 1967).

Figure 1.9. : Profils de 'concentration-profondeur' de nitrate, ammonium, phosphate, silice, sulfide d'hydrogène et oxygène au stations de Kigoma (au nord) et Kipili (au sud) en avril 1975 (d'après Coulter, 1991).

Figure 2.1. : Carte de localisation des sites d'échantillonnages réguliers (A) et intensifs (B) (d'après KURKI, 1996).

Figure 2.2. : Station de Kigoma, Tanzanie.

Figure 2.3. : 'Department of Fisheries', Station de Mpulungu, Zambia.

Figure 3.1. : Température de l'air à Kigoma (Tanzanie) et à Mpulungu (Zambie) (d'après Climlake).

Figure 3.2. : Effets des alizées du sud-est, qui vont provoquer une remontée d'eau profonde (upwelling) riche en nutriments (source : internet).

Figure 3.3. : Les 'upwelling' (source : internet).

Figure 3.4. : Température de l'eau à Kigoma, Tanzanie (données Climlake 2002).

Figure 3.5. : Température de l'eau à Mpulungu, Zambie (données Climlake 2002).

Figure 3.6. : Transparence au disque de Secchi à Kigoma, Tanzanie (d'après Climlake, 2002).

Figure 3.7. : Transparence au disque de Secchi à Mpulungu, Zambie (d'après Climlake, 2002).

Figure 3.8. : L'oxygène dissous à Kigoma, Tanzanie (données Climlake 2002).

Figure 3.9. : L'oxygène dissous à Mpulungu, Zambie (données Climlake 2002).

Figure 3.10. : Les profils verticaux de l'oxygène dissous et de la température à Kigoma (le 13 février 2003) (d'après Climlake).

Figure 3.11. : *Tropodiptomus simplex* femelle adulte (à gauche) et des nauplii (à droite) (d'après Vuorinen, 1993).

Figure 3.12. : Abondance des *Tropodiptomus simplex* (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Kigoma, Tanzanie.

Figure 3.13. : Abondance des *Tropodiptomus simplex* (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Mpulungu, Zambie.

Figure 3.14. : Abondance des cyclopoïdes (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Kigoma, Tanzanie.

Figure 3.15. : Abondance des cyclopoïdes adultes (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Kigoma, Tanzanie.

Figure 3.16. : Abondance des cyclopoïdes (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Mpulungu, Zambie.

Figure 3.17. : Abondance des des cyclopoïdes adultes (février 2002-février2003) dans le Tanganyika à Mpulungu, Zambie.

Figure 3.18. : Biomasses à Kigoma, Tanzanie et à Mpulungu, Zambie (février 2002-février 2003).

Figure 3.19. : Abondance des *Limnocyclus tanganicae* à Kigoma, Tanzanie (février 2002-février 2003).

Figure 3.20. : Abondance des *Limnocyclus tanganicae* à Mpulungu, Zambie (février 2002-février 2003).

Figure 3.21. : Composition quantitative de la communauté zooplanctonique, échantillonnée à l'aide de deux filets, dans le lac Tanganyika à Kigoma le 11 février 2003.

Figure 3.22. : Composition quantitative de la communauté zooplanctonique, échantillonnée à l'aide de deux filets, dans le lac Tanganyika à Mpulungu le 25 février 2003.

Figure 3.23. : Comparaison de l'évolution des biomasses de la communauté phytoplanctonique et zooplanctonique pour l'année 2002 à Kigoma, Tanzanie (d'après Sténuite, 2003).

Figure 3.24. : Comparaison de l'évolution des biomasses de la communauté phytoplanctonique et zooplanctonique pour l'année 2002 à Mpulungu, Zambie (d'après Sténuite, 2003).

Figure 3.25. : Représentation du réseau trophique planctonique en zone pélagique du lac Tanganyika (Pirlot, com.pers.).

Figure 3.26. : Les profils verticaux de l'oxygène dissous à Kigoma (le 13 février 2003) et à Mpulungu (le 25 février 2003) (d'après Climlake).

Figure 3.27. : Les profils verticaux de la température à Kigoma (le 13 février 2003) et à Mpulungu (le 25 février 2003) (d'après Climlake).

Figure 3.28. : Les profils verticaux du pH à Kigoma pour le 13 février 2003. A Mpulungu, la sonde à pH était défectueuse pendant le mois de février. (d'après Climlake).

Figure 3.29. : Les résultats des cycles de 24h des *T. simplex* à Kigoma, Tanzanie (12 février 2003).

Figure 3.30. : Les résultats des cycles de 24h des cyclopoïdes à Kigoma, Tanzanie (12 février 2003).

Figure 3.31. : Les résultats des cycles de 24h des *T. simplex* à Mpulungu, Zambie (25 février 2003).

Figure 3.32. : Les résultats des cycles de 24h des cyclopoïdes à Mpulungu, Zambie (25 février 2003).